



TITLE:

我が国水稻品種の出穂期を支配する遺伝機構の解析(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

奥本, 裕

CITATION:

奥本, 裕. 我が国水稻品種の出穂期を支配する遺伝機構の解析. 京都大学, 1992, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1992-11-24

URL:

<https://doi.org/10.11501/3064136>

RIGHT:

新 制
農
638
京大附図

我が国水稻品種の出穂期を支配する

遺伝機構の解析

1992

奥 本 裕

我が国水稻品種の出穂期を支配する
遺伝機構の解析

1992

奥 本 裕

目 次

	頁
緒 論	1
第1編 遺伝子分析.....	3
序 説.....	3
第1章 西南暖地の品種.....	5
第1節 緒 言.....	5
第2節 材料および方法.....	5
第3節 結 果.....	6
(1) 早生型品種.....	8
(2) 中生Ⅰ型品種.....	8
(3) 中生Ⅱ型品種.....	12
(4) 晩生型品種.....	16
第4節 論 議.....	22
第5節 摘 要.....	24
第2章 東北・北陸地域の品種.....	26
第1節 緒 言.....	26
第2節 材料および方法.....	26
第3節 結 果.....	28
(1) 農林1号およびキヨニシキ.....	29
(2) コシヒカリ.....	34
(3) 藤坂5号、フジミノリおよびER.....	37
第4節 論 議.....	42
第5節 摘 要.....	44
第3章 蓬萊品種.....	46
第1節 緒 言.....	46
第2節 材料および方法.....	46
第3節 結 果.....	48
(1) <i>Ef-1</i> 座と E_1 、 E_2 、 E_3 座との関係.....	48
1) <i>Ef-1</i> を持つT系統とEG系統の組合せ.....	48
2) <i>Ef-1</i> を持たないT系統とEG系統の組合せ.....	52
(2) <i>m-Ef-1</i> 座と E_1 、 E_2 、 E_3 座との関係.....	57
第4節 論 議.....	64
第5節 摘 要.....	65

第2編 連鎖分析	66
序 説	66
第4章 遺伝子の位置	67
第1節 緒 言	67
第2節 材料および方法	67
第3節 結 果	69
(1) 標識遺伝子との連鎖	69
(2) 座乗染色体	76
第4節 論 議	80
第5節 摘 要	82
第3編 遺伝子の特性解析	83
序 説	83
第5章 基本栄養生長性と感光性	84
第1節 緒 言	84
第2節 材料および方法	84
第3節 結 果	86
(1) 既知遺伝子	86
(2) 本研究で検出された早生遺伝子	88
第4節 論 議	92
第5節 摘 要	93
第6章 光中断処理の効果	95
第1節 緒 言	95
第2節 材料および方法	95
第3節 結 果	98
(1) EG系統	98
(2) 品種	100
第4節 論 議	102
第5節 摘 要	104
総 括	105
引用文献	111

水稻の出穂期は品種の適応性や生産性を左右する重要な農業形質であり、その遺伝機構の解明は育種上極めて重要な意味をもつ。このため、我が国においても従来多数の研究者によって出穂期の遺伝解析が試みられ、その結果出穂期に関与する数多くの主働遺伝子が報告されてきた（HOSHINO 1915, 野村・山崎 1925, 永井 1926, YAMAGUTI 1927, 1931, 福家 1955, 赤藤ら 1954, YOKOO and FUJIMAKI 1971）。しかし、これらの遺伝子と現在の栽培品種の早晚性との関係はほとんど不明であり、また、研究者ごとに異なる材料が用いられてきたこともあって、その多くは相互の関係も明らかでない。このため、検出された遺伝子に関する知見が現在もなお実際の育種で十分に活用されないままになっている。

このような状況を打開するためには、現在栽培されている代表的な品種について既知遺伝子に関する遺伝子型の同定と未知遺伝子の検出を進めるとともに、既知遺伝子の異同関係および新たに検出された遺伝子個々の特性を明らかにし、出穂期遺伝子に関する知見を体系化する必要がある。

一方、このような出穂期の遺伝解析を効率よく実施するためには、既知の出穂期遺伝子の中から分析対象品種の出穂期に大きく関わっている遺伝子を選択し、その遺伝子を持つことの明らかな品種・系統を検定系統として利用する必要がある。赤藤ら（1954）は我が国水稻品種育種の1根幹を成している愛国、銀坊主および京都旭の3品種間での相互交雑により3晩生遺伝子 E_1 、 E_2 および E_3 （ E_1 、 E_2 は原文ではそれぞれ E_4 、 E_5 と記載されているが、後に川瀬（1961）により $E_4 = E_1$ 、 $E_5 = E_2$ と同定された）を見出した。その後これら3遺伝子に関して互いに遺伝子型を異にする7種類の系統が作出されている（YAMAGATA 1984）が、これらの系統（EG系統、Table 1）は、上述の意味において、我が国で現在栽培されている水稻品種の分析には極めて適切な検定系統と考えられる。

著者は以上の観点より、7EG系統を基本的な検定系統に用いて、我が国イネ品種の出穂期に関する知見の体系化を試み、我が国各地域の代表的な栽培品種ならびに台湾で栽培される日本型品種について E_1 、 E_2 、 E_3 に関する遺伝子型の同定と未知遺伝子の検出を行うとともに、上記3遺伝子を含む既知の6遺伝子

および新たに検出された7遺伝子について特性並びに座乗染色体の究明を行った。本論文はそれらの成果を3編6章にとりまとめたものである。

本文に入るに先立ち、実験材料を供与いただき、実験遂行中数々の援助を物心両面にわたって賜り、本研究の取りまとにあたって細部に至るまで懇切丁寧な指導を賜った京都大学農学部教授山縣弘忠博士に衷心より感謝の意を表する。また、この研究を始めるきっかけを与えて下さり、研究の各過程で絶えず激励と助言を頂いた京都大学助教授谷坂隆俊博士に深く感謝する。実験の実施に際しては、広田年信（現徳島県農業試験場）、本田裕（現農林水産省北海道農業試験場）、高橋勲（現日本鋳業株式会社）、藤田雅也（現農林水産省九州農業試験場）、西嶋英樹（現農林水産省）、吉村昭信（現奈良県農業試験場）、木下雅智（現森永印乳業株式会社）、會澤仁史（現京都大学大学院）、渡邊有紀（現京都大学大学院）の各氏より熱心な協力を頂いた。また、圃場での作業では京都大学農学部助手中崎鉄也氏、同技官井辻博氏、山本笑子氏ならびに育種学研究室の諸兄に大変お世話になった。ここに記して御厚志に対する謝辞としたい。

第1編 遺伝子分析

第1章 序 説

我が国の水稻品種は、その出穂特性によって北海道品種群、東北・北陸地域品種群および西南暖地品種群の3群に大別することができ、北海道には基本栄養生長性および感光性の小さい品種、東北・北陸地域には基本栄養生長性が大きく感光性が小さい品種、西南暖地には基本栄養生長性が小さく感光性が大きい品種が栽培されている(和田 1952、SAKAMOTO and TORIYAMA 1967、細井 1981)。さらに台湾には、我が国品種間の交配によって台湾で育成された日本型台湾品種群(蓬莱品種群、盛永 1957)が栽培されているが、この品種群はの出穂性は上記3品種群いずれとも大きく異なり、著しく大きい基本栄養生長性を持つことが判明している(SAKAMOTO and TORIYAMA 1967)。これらの事実は、品種育成の過程で各栽培地域の日長、温度に最も適応した出穂性を与える遺伝子型が選出され、その結果、互いに類似した出穂性を持つ品種から成る品種群が地域ごとに成立したことを示している。したがって、これら品種群間の差異をもたらす遺伝子を明らかにして出穂期遺伝子と地域適応性との関係を解明することは、出穂期遺伝子に関する知見を体系化する上で極めて重要であると考えられる。

一方、これら各品種群内にも、早生品種、中生品種、晩生品種などの呼称が示すように出穂期に関する大きな変異が存在する。我が国の品種に関しては、このような品種群内の変異と基本栄養生長性および感光性との関係が詳細に解析されており、北海道品種群では基本栄養生長性と感光性の大小によって、また東北・北陸地域品種群および西南暖地品種群では感光性の大小によってそれぞれ地域内の早・中・晩生が決定されること、さらに、東北・北陸地域品種群内の品種は基本栄養生長性が大きくなるほど感光性が小さくなることが認められている(細井 1981)。これらの結果は、品種群内の変異を決定する遺伝子は品種群ごとに異なることを示している。したがって、出穂期遺伝子に関して育種的利用価値の高い知見を得るためには、品種群間差異をもたらす遺伝子だけでなく、品種群内の変異を決定する遺伝子をも解明する必要がある。

以上の観点に基づき、本研究では当初上記4品種群すべてを対象とする出穂期遺伝子の分析を目指したが、北海道の品種は京都では特別の栽培環境を設定しない限り正常に生育しないので分析が著しく困難である。そのため本研究では、北海道品種の分析は今後の課題に残すことにして西南暖地品種群、東北・北陸地域品種群および蓬萊品種群の3品種群を取上げ、それぞれの代表的品種について3遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 の存否ならびに、これら3遺伝子と品種群間変異および品種群内変異との関係を解析した。本編はその結果を論述したもので3章から成っており、第1章では西南暖地の品種について、第2章では東北・北陸地域の品種について、さらに、第3章では蓬萊品種について実施した遺伝子分析の結果を述べる。

第1章 西南暖地の品種

第1節 緒言

緒論で述べたように、現在の我が国栽培品種の多くは、赤藤ら(1954)が E_1 、 E_2 および E_3 遺伝子の検出に用いた愛国($e_1e_1E_2E_2E_3E_3$)、銀坊主($E_1E_1E_2E_2e_3e_3$)および京都旭($E_1E_1e_2e_2E_3E_3$)を基礎として育成されている。さらに、銀坊主および京都旭はかつて西南暖地で広く栽培された代表的な中生品種および晩生品種である。したがって、 E_1 、 E_2 、 E_3 の3遺伝子は西南暖地品種群内の出穂期の変異を決定している主要な遺伝子である可能性が極めて高い。しかし、現在同地域で栽培される品種の中には3遺伝子に関する遺伝子型が判明しているものはなく、出穂期に関する変異と3遺伝子との関係は解明されていない。

そこで、西南暖地の代表的な早生、中生、晩生計11品種について E_1 、 E_2 、 E_3 遺伝子に関する分析を行い、これら3遺伝子と西南暖地品種群内の出穂期の変異との関係を明らかにするとともに、この品種群内の出穂期の変異に関与している未知の主働遺伝子の検出・同定を行った。本章はその結果について述べたものである。

第2節 材料および方法

我が国西南暖地の主要栽培品種の中から、早生品種としてマンリョウおよび日本晴、中生品種として農林6号、農林8号、農林22号、金南風および中生新千本、晩生品種として瑞豊、アケボノ、ハウヨクおよびシラヌイの計11品種を分析対象品種としてとりあげた。

これら11品種を父本とし、既知の3晩生遺伝子 E_1 、 E_2 および E_3 に関して遺伝子型を異にする7種類の検定系統(EG1~EG7、Table 1)を母本として77の交雑を行い、すべての交雑組合せについて、それぞれ F_1 5~20個体および次代 F_2 約300個体の出穂日を調査し、出穂期遺伝子に関する分離分析を行った。 F_2 における主働遺伝子の分離、不分離が明瞭で、分析対象品種の遺伝子型の判定に重要と考えられた組合せについては、1組合せ当たり48の F_2 個体を無作為に

Table 1 Genotypes and mean heading dates of the seven tester lines (EG lines).

Tester line	Genotype			Days to heading ¹⁾
EG 1	$E_1 E_1$	$e_2 e_2$	$e_3 e_3$	114
EG 2	$e_1 e_1$	$E_2 E_2$	$e_3 e_3$	98
EG 3	$e_1 e_1$	$e_2 e_2$	$E_3 E_3$	104
EG 4	$E_1 E_1$	$E_2 E_2$	$e_3 e_3$	116
EG 5	$e_1 e_1$	$E_2 E_2$	$E_3 E_3$	108
EG 6	$E_1 E_1$	$e_2 e_2$	$E_3 E_3$	122
EG 7	$E_1 E_1$	$E_2 E_2$	$E_3 E_3$	132

1) Sown on May 2, 1988.

抽出して個体別にF₃系統（12～25個体／系統）を養成し、後代検定を実施した。なお、F₂、F₃両世代を通じて、各組合せとも親品種、親系統を50個体ずつ雑種集団に隣接するように栽植した。

F₁、F₂、F₃の栽培年次、各年次の播種日と移植日はTable 2に示したとおりである。ただし、マンリョウおよび日本晴については、EG 3との組合せのみが他の6組合せと異なり、F₁は1980年、F₂は1982年に栽培した。栽植密度はいずれも株間10cm、畦間30cmである。施肥は10a当たりN 6kg、P₂O₅ 9kg、K₂O 9kgで基肥だけとし、京都大学農学部付属農場の京都農場（北緯35° 01'）で栽培した。出穂日の調査は個体毎に実施し、個体内で最初に出穂した穂が葉鞘の先端より抽出した日を以てその個体の出穂日とした。なお、特に断らない限り、以下の章における圃場での栽培方法および出穂日の調査方法は本章と同じである。

第3節 結 果

供試した11品種のうち、中生の5品種は中生の中でも比較的早生の3品種（中生Ⅰ型）と比較的晩生の2品種（中生Ⅱ型）に分けることができた。したがって、供試11品種は、出穂期の早晩に従って、1）早生型の2品種（マンリョウ

Table 2 Years when F_1 , F_2 and F_3 plants were grown, and the dates of sowing and transplanting in each year.

Cross	Year		
	F_1	F_2	F_3
EG lines X Manryo			
EG lines X Nipponbare			
EG lines X Kinmaze			
EG lines X Chuseisinsenbonn	1979	1980	1981
EG lines X Akebono			
EG lines X Hoyoku			
EG lines X Norin 6			
EG lines X Norin 8	1980	1982	1983
EG lines X Norin 22			
EG lines X Zuiho			
EG lines X Shiranui	1981	1982	1984

Year	Sowing date	Transplanting date
1979	May 19	June 27
1980	May 19	June 27
1981	May 15	June 26
1982	May 17	June 29
1983	May 16	June 29
1984	May 17	July 4

と日本晴)、2) 中生Ⅰ型の3品種(農林6号、農林8号および農林22号)、3) 中生Ⅱ型の2品種(金南風と中生新千本)および4) 晩生型の4品種(アケボノ、ホウヨク、シラヌイおよび瑞豊)の4群に大別することができた。実験の結果、同一群に属する品種は、互いに出穂期がほぼ等しくかつ同一の検定系統との交雑 F_2 における分離の様子が酷似していて、出穂期に関する遺伝子型が少なくとも主働遺伝子については同じと考えられた。このため、得られた実験結果は群ごとにまとめて記述することにする。また、説明を簡潔にするため、7検定系統との交雑で得られた結果をすべて示すことは避け、必要な組合せの結果のみをとりあげることにする。

(1) 早生型品種

Fig. 1 は、マンリョウおよび日本晴と 7 検定系統との全交雑組合せの F_2 のうち、両品種の出穂期遺伝子型を推定するのに重要な EG 1 との組合せおよび EG 6 との組合せの F_2 について、出穂日の頻度分布を両親の分布範囲とともに示したものである。なお、参考のために F_1 とその両親の平均出穂日も併せて示したが、前述のように、栽培年次は F_2 とは異なっている。

Fig. 1 で明らかなように、マンリョウ、日本晴両品種とも出穂期は EG 1 とほぼ等しく、EG 1 と組合せでは主働遺伝子に関する分離が認められなかった。このことから、両品種は出穂期に関して EG 1 ($E_1E_1e_2e_2e_3e_3$) と同じ遺伝子型を持つと考えられた。また EG 6 との組合せでは、両品種とも、出穂日が父本品種に相当する早生型および中間親型ないし EG 6 に相当する晩生型の極めて明瞭な 2 群に分離し、分離比は 1 : 3 に適合した。この分離は、EG 1 との組合せで得られた結果と併せ考えると、1 晩生遺伝子 E_3 によるものと見ることができる。これらの結果から、 E_1 、 E_2 、 E_3 3 遺伝子に関するマンリョウおよび日本晴の遺伝子型は、 $E_1E_1e_2e_2e_3e_3$ であると推定された。なお、ここに示さなかった他の 5 EG 系統との交雑 F_2 において観察された分離は、この推定結果から予想される遺伝子型の分離によって矛盾なく説明することができるものであった。

そこで上記の推定を確認するため、両品種と EG 1 および EG 6 との交雑組合せについて F_3 における後代検定を実施した。Table 3 は日本晴の場合について代表的な F_3 系統における出穂日の頻度分布を示したものであるが、両品種とも、EG 1 との組合せでは系統内にも系統間にも主働遺伝子の分離は認められず、また EG 6 との組合せでは出穂期が両品種と等しい早生固定型系統、 F_2 型の分離系統および EG 6 と等しい晩生固定型系統の 3 群に明瞭に分離し、その比は、Table 4 に示すように 1 遺伝子分離の期待比 1 : 2 : 1 によく適合していた。これら後代検定の結果は F_2 での推定が正しかったことを示しており、マンリョウ、日本晴両品種の E_1 、 E_2 、 E_3 に関する遺伝子型は $E_1E_1e_2e_2e_3e_3$ であると結論される。

(2) 中生 I 型品種

Fig. 2 は農林 6 号、農林 8 号および農林 22 号と 7 検定系統との交雑 F_2 のなか

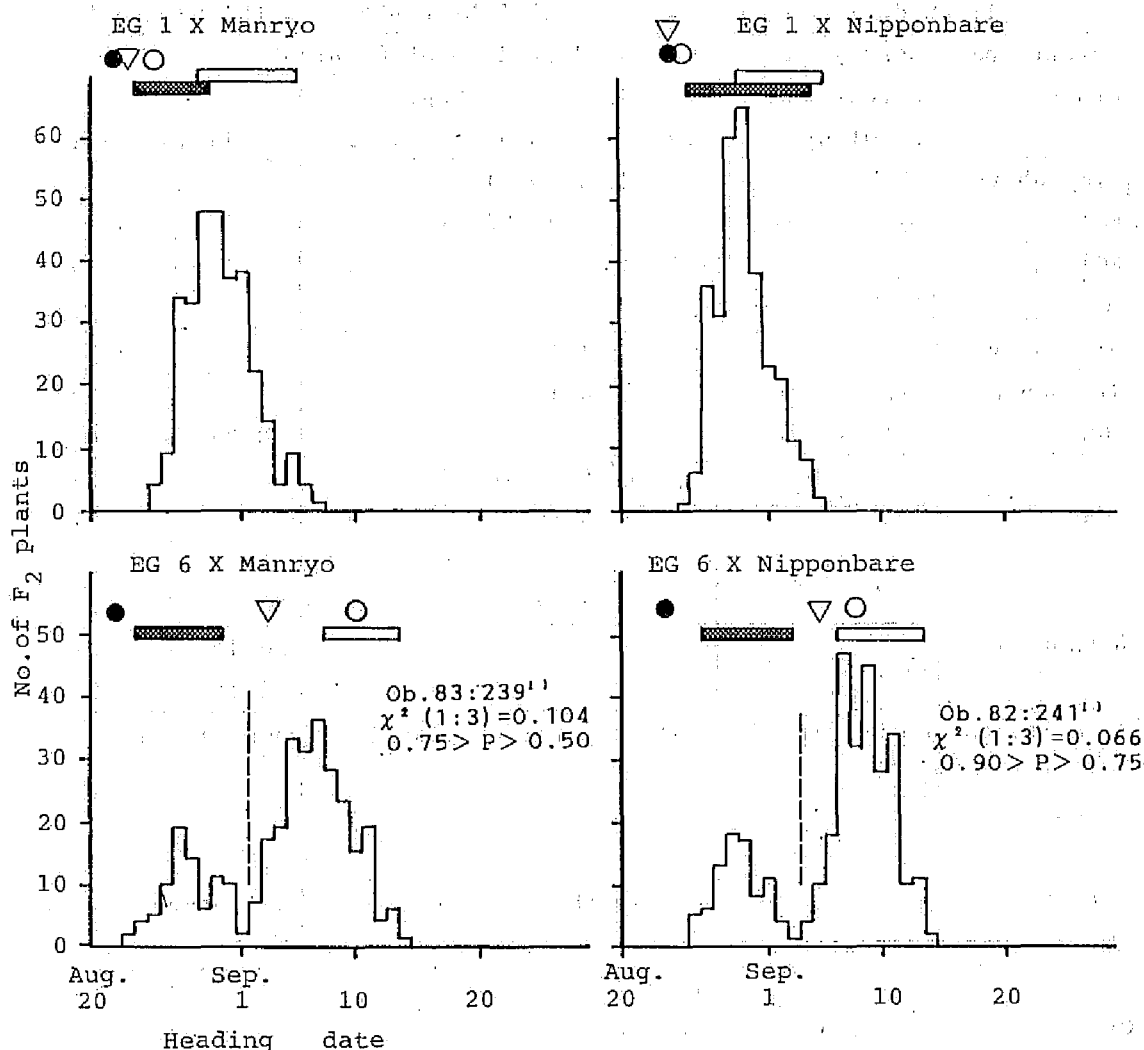


Fig. 1. Frequency distributions of heading date in the F_2 populations (1980) derived from the crosses between early-type varieties (Manryo, Nipponbare) and EG lines (EG1, EG6)

▨, □ : Ranges of heading date in variety and EG line, respectively.

●, ○, ▽ : Mean heading date of variety (●), EG line (○) and F_1 (▽) in 1979.

1) early type:late type = ($E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$) : ($E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 -$)

Table 3. Frequency distributions of heading date in representative F_3 lines derived from the crosses of Nipponbare with EG1 and EG6.

Parent and cross	Genotypes of parent and F_2 plants	Heading date of F_3 plants												Total
		Aug.					Sep.							
		22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13	
Nipponbare	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$		7	37	9	1								54
EG1	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$			3	33	22	1							59
EG1	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$	[1	9	9	⑧								27
×					5	16	⑥							27
Nipponbare					1	10	13	③						
Nipponbare	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$		2	36	14	1								53
EG6	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$									8	28	9		45
EG6	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$	[1	6	⑦	10	3							27
					3	10	13	①						27
×	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 e_3$	[1	3	1	1		3	③	5	8	2	27
				2	2	5			3	3	⑧	3	1	28
Nipponbare	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	[⑤	15	7		27
											5	15	⑥	26

○ indicates the heading date of parental F_2 plant (the same also in Tables 5, 7, 9)

Table 4. Segregation of F_3 lines in the crosses of two early-type varieties with EG6.

Cross	F_3 line			Total	χ^2 -test (1:2:1)
	Early line	Segregating line	Late line		
EG6 X Manryo	11	26	11	48	$\chi^2=0.333$ $0.90 > P > 0.75$
EG6 X Nipponbare	13	25	10	48	$\chi^2=0.458$ $0.90 > P > 0.75$

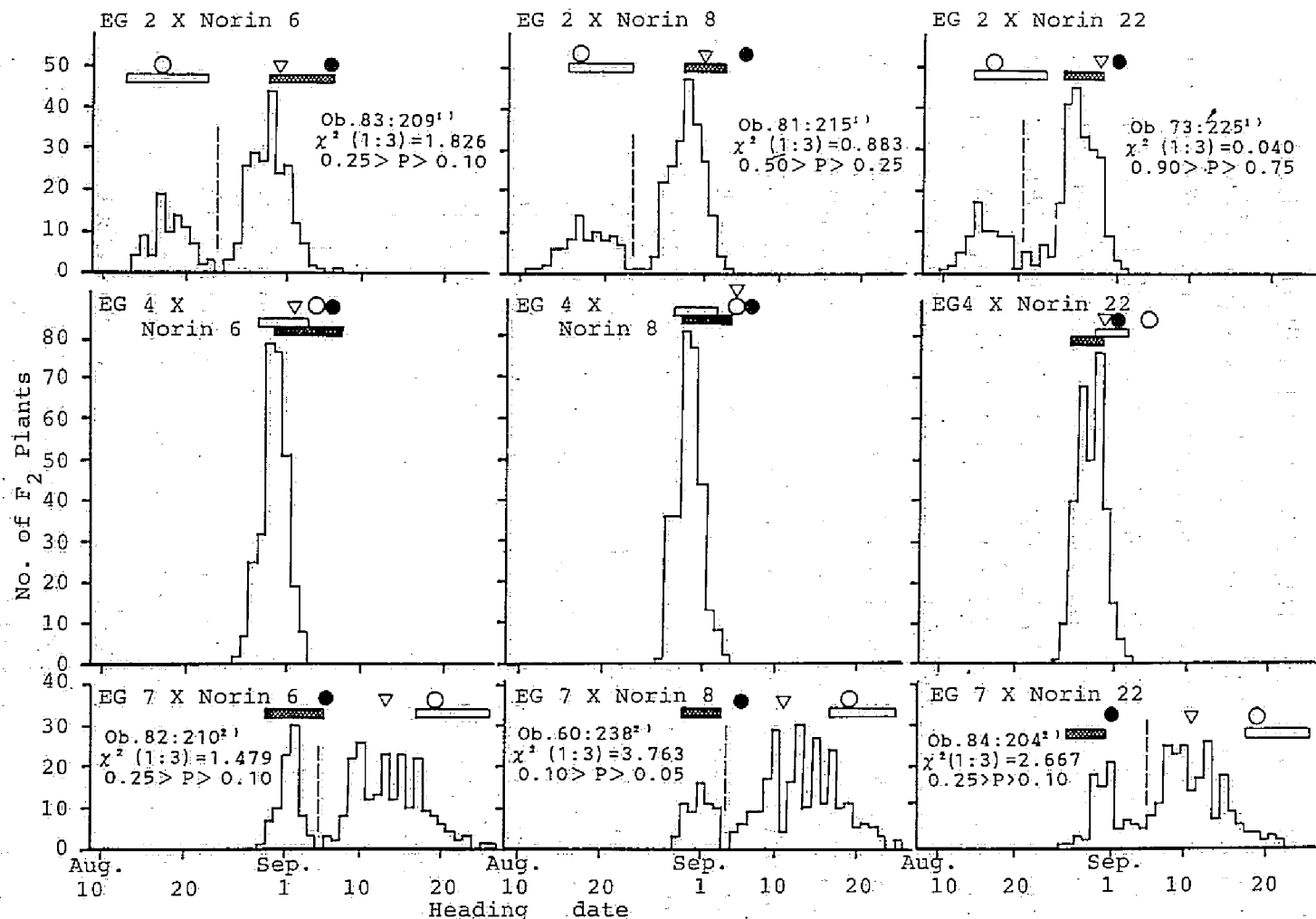


Fig. 2. Frequency distributions of heading date in the F₂ populations (1982) derived from the crosses between medium I-type varieties (Norin 6, Norin 8, Norin 22) and EG lines (EG2, EG4, EG7).

■, □ : Ranges of heading date in variety and EG line, respectively.

●, ○, ▽ : Mean heading date of variety (●), EG line (○) and F₁ (▽) in 1980.

1) early type:late type = (e₁e₁E₁E₂e₃e₃):(E₁—E₂E₃e₃) 2) early type:late type = (E₁E₁E₂E₃e₃):(E₁E₁E₂E₃—)

ら、3品種の出穂期遺伝子型を推定するのに重要なEG 2、EG 4 およびEG 7 との3種類の組合せの F_2 を選んで、Fig. 1と同様の方法で F_2 における出穂日の頻度分布を示したものである。

Fig. 2で明らかなように、3品種はEG 4 とほぼ同じ出穂期を示し、かつEG 4 との組合せでは分離を生じなかった。このことから、これら3品種はEG 4 ($E_1E_1E_2E_2e_3e_3$)と同じ遺伝子型を持つと推定された。この推定に従うと、EG 2 およびEG 7 との組合せではそれぞれ E_1 および E_3 による1遺伝子分離が期待されるが、Fig. 2が示すように、前者ではEG 2 に相当する早生型と中間親ないし各品種に相当する晩生型が、また後者では各品種に相当する早生型と中間親ないしEG 7 に相当する晩生型がいずれも1:3の比に出現し、両者の分離は予想どおりそれぞれ E_1 および E_3 の分離によるものであることが確認された。また、ここにとりあげなかった残りの4検定系統との交雑 F_2 において観察された分離も、予想される遺伝子型の分離とよく対応していた。3品種とも上記3系統EG 2、EG 4 およびEG 7 との組合せについて後代検定を行ったが、農林22号に関して代表的な F_3 系統における出穂日の頻度分布を例示するとTable 5 のようであって、いずれの品種においてもEG 4 との組合せでは系統間に分離が認められず、また、EG 2 およびEG 7 との組合せでは早生固定系統、 F_2 型の分離系統および晩生固定系統の3群に分離し、その比はTable 6 に示すようにいずれも1遺伝子の期待分離比1:2:1によく適合していた。この結果は F_2 における遺伝子型の推定が正しかったことを示しており、農林6号、農林8号、農林22号の E_1 、 E_2 、 E_3 に関する遺伝子型は $E_1E_1E_2E_2e_3e_3$ であると結論される。

(3) 中生Ⅱ型品種

金南風および中生新千本と7検定系統との交雑 F_2 集団のうち、EG 1、EG 3 およびEG 6 との交雑 F_2 について出穂日の頻度分布を示すとFig. 3のとおりである。

両品種とも出穂期がEG 6 と接近しており、EG 6 との組合せで超越分離が認められなかったことから、両品種は E_1 、 E_2 および E_3 座についてはEG 6 と同じく $E_1E_1e_2e_2E_3E_3$ の遺伝子型を持つと推定された。この推定によると、EG 1 およびEG 3 との組合せではそれぞれ E_3 および E_1 の分離が観察できるはずである。まずEG 1 との組合せでは、早生型:晩生型が1:3の比に適合していた。したがっ

Table 5. Frequency distributions of heading date in representative F₃ lines derived from the crosses of Norin 22 with EG2, EG4 and EG7.

Parent and cross	Genotypes of parent and F ₂ plants	Heading date of F ₃ plants																				Total			
		Aug.					Sep.																		
		10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13	15	17		19	21	23
Norin 22	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃</i>								29	21	4														54
EG2	<i>e₁e₁E₂E₂e₃e₃</i>		11	29	12	2																			54
EG2	<i>e₁e₁E₂E₂e₃e₃</i> [2	9	⑤	3																				19
			3	6	4	④	1																		18
×	<i>E₁e₁E₂E₂e₃e₃</i> [3	1						4	⑦	3														18
		1	3	1						5	③	4	1												18
Norin 22	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃</i> [4	③	4	7												18
											⑩	8													18
Norin 22	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃</i>								29	21	4														54
EG4	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃</i>								2	19	27	1													49
EG4	[⑩	3	1													14
×		<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃</i>								3	⑤	4	1												13
Norin 22										3	5	⑤													13
Norin 22	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃</i>								33	19	1														53
EG7	<i>E₁E₁E₂E₂E₃E₃</i>																			1	14	21	14		50
EG7	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃</i> [2	12	③	1													18
											3	⑧	7												18
×	<i>E₁E₁E₂E₂E₃e₃</i> [5			1	1	⑦	1		2					17
												2	1	1			1	6	②	2	1	1			17
Norin 22	<i>E₁E₁E₂E₂E₃E₃</i> [6	④	6	2				18
																			1	3	⑥	6	2		18

Table 6. Segregation of F_3 lines in the crosses of three medium-type I varieties with EG2 and EG7.

Cross	F_3 line			Total	χ^2 -test (1:2:1)
	Early line	Segregating line	Late line		
EG2 X Norin 6	12	25	11	48	$\chi^2=0.125$ $0.95>P>0.90$
EG2 X Norin 8	11	30	7	48	$\chi^2=3.667$ $0.25>P>0.10$
EG2 X Norin 22	11	29	8	48	$\chi^2=2.458$ $0.50>P>0.25$
EG7 X Norin 6	11	24	12	48	$\chi^2=0.000$ $1.00 \geq P$
EG7 X Norin 8	12	23	13	48	$\chi^2=0.125$ $0.95>P>0.90$
EG7 X Norin 22	11	20	17	48	$\chi^2=2.833$ $0.25>P>0.10$

て、この組合せの分離には、予想どおり E_3 が関与していると判断できた。しかし、 E_3 の分離だけでは、早、晩両方向に多数の超越分離個体が出現したことは説明できなかった。一方、EG 3 との組合せにおいても早生型と晩生型が 1 : 3 の比に出現し、予想どおり E_1 の分離が観察された。しかし、早生、晩生両型のうち晩生型には晩生方向への超越分離個体も含まれており、 E_1 の分離だけではこのような超越分離を説明することができなかった。このように、EG 1、EG 3 との組合せで生じる分離には、 E_1 、 E_3 以外の遺伝子が関与することが判明したが、その遺伝子が E_2 でないことは EG 6 との組合せの結果からも明らかである。すなわち、両品種と検定系統との交雑後代の分離には E_1 、 E_2 、 E_3 以外の遺伝子が関与していると見られる。またその遺伝子は、両品種の出穂期がいずれも EG 6 に比べてやや早いことから、早生遺伝子と考えられる。すなわち、両品種は、 E_1 および E_3 の外に検定系統にはない早生遺伝子を持つと推定される。なお、ここにとりあげなかった 4 種類の組合せにおける F_2 の分離も、予想される遺伝子型の分離とよく対応していると見ることができた。

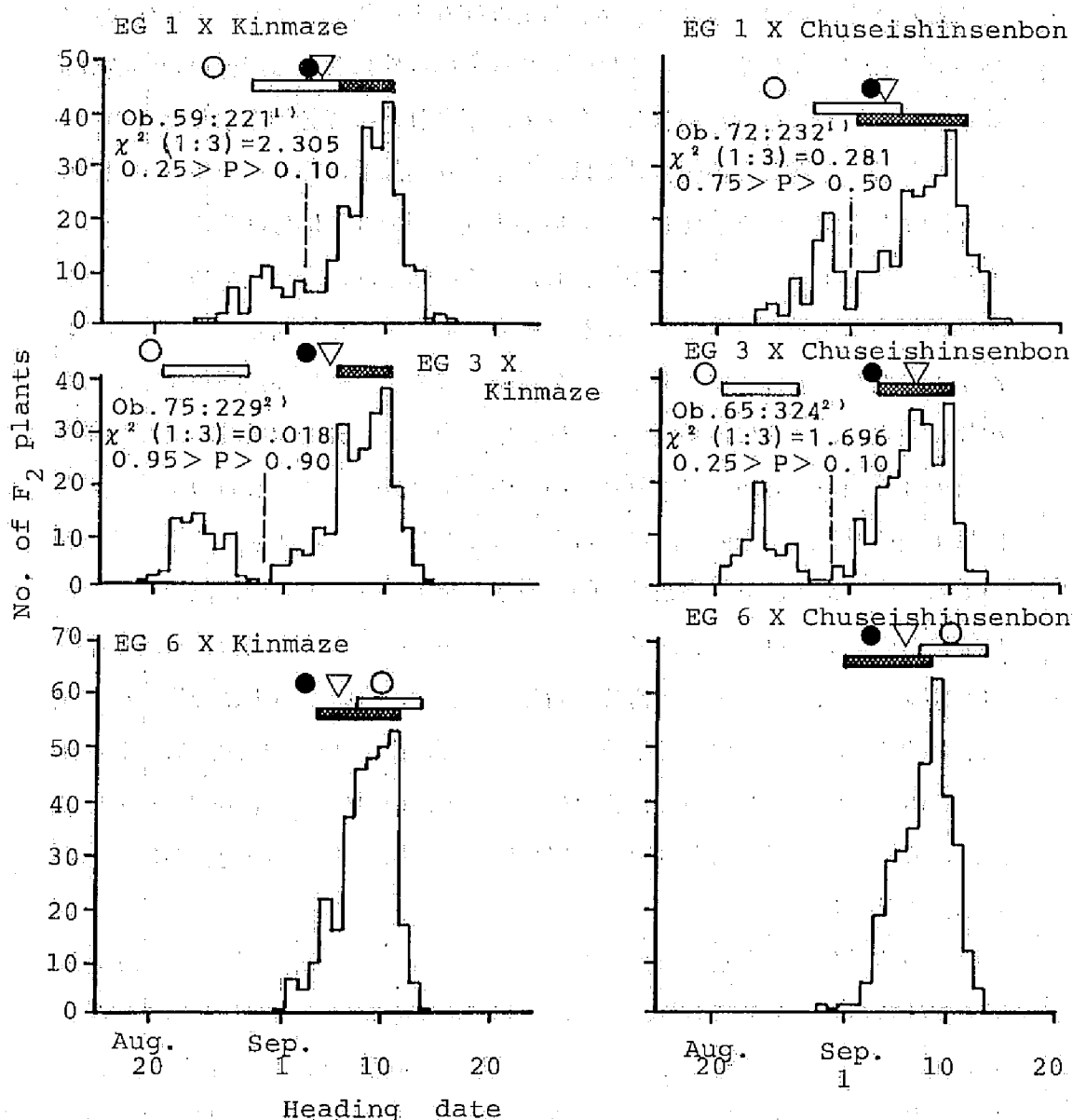


Fig.3. Frequency distributions of heading date in the F₂ populations (1980) derived from the crosses between medium II-type varieties (Kinmaze, Chuseishinsenbon) and EG lines (EG1, EG3, EG6).

■, □ : Ranges of heading date in variety and EG line, line, respectively.

●, ○, ▽ : Mean heading date of variety (●), EG line (○) and F₁ (▽) in 1979.

1) early type:late type = (E₁ E₁ e₂ e₂ e₃ e₃) : (E₁ E₁ e₂ e₂ E₃ —)

2) early type:late type = (e₁ e₁ e₂ e₂ E₃ E₃) : (E₁ — e₂ e₂ E₃ E₃)

両品種と上記の3系統EG 1、EG 3 およびEG 6 との組合せについて後代検定を行った。Table 7 は中生新千本に関して代表的な F_3 における出穂日の頻度分布を、またTable 8 は両品種各3組合せで観察された系統分離を示したものである。両品種ともEG 6 との組合せでは、 F_3 系統は両品種と等しい早生固定型、早生・晩生分離型、およびEG 6 に等しい晩生固定型の3群に分けることができ、系統分離比は1 : 2 : 1によく適合した。この結果は、両品種が E_1 、 E_3 以外に1個の早生遺伝子を持つことを示し、 F_2 での推定をよく説明している。つぎにEG 1 との組合せでは、早生型系統、分離型系統および晩生固定型が1 : 2 : 1の比に出現し、さらに各系統群内では、早生型系統、分離型系統および晩生型系統の3種類の系統が観察された。前者の系統群分離は E_3 、後者の系統群内分離は1個の早生遺伝子の分離によるとみることができる。EG 3 との組合せにおいても早生型系統、分離型系統、晩生型系統が1 : 2 : 1の比に出現し、この分離は E_1 の分離と見ることもできた。ところがこの組合せの場合、分離型系統および晩生系統ではEG 1 の組合せと同じく早生型、分離型および晩生型の3系統群が認められたが、早生型系統群では系統間に出穂期の違いが認められなかった。この結果は、EG 3 との組合せの分離にも1個の早生遺伝子が関与しているが、この早生遺伝子は E_1 と共存する場合にのみ作用する、 E_1 の変異遺伝子であることを示唆している。

以上の結果から、金南風および中生新千本の E_1 、 E_2 、 E_3 3 遺伝子に関する遺伝子型は $E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ であり、これに加えて検定系統には存在しない1早生遺伝子(C、仮記号)を持つと結論される。なお、両品種間の交雑 F_2 を調べたところ、出穂日に関する分離が全く認められなかったことから、両品種の持つ早生遺伝子は同一のものであると思われる。

(4) 晩生型品種

Fig. 4 はアケボノとホウヨク、Fig. 5 は瑞豊とシラヌイについて、EG 1、EG 3 およびEG 6 との交雑 F_2 における出穂日の頻度分布を示したものである。両図で明らかなように、4品種は出穂期がEG 6 とほぼ等しく、かつEG 6 との組合せでは超越分離が認められなかった。このことから、4品種は出穂期に関してEG 6 ($E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$) と同じ遺伝子型を持つと推定された。この推定によると、

Table 7. Frequency distributions of heading date in representative F_3 lines derived from the crosses of Chuseishinsenbon with EG1, EG3 and EG6.

Parent and cross	Genotypes of parent and F_2 plants	Heading date of F_3 plants															Total		
		Aug.								Sep.									
		16	18	20	22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13		15	
Chuseishinsenbon	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C C$									1	22	29	1				53	
EG1	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$	$C C$						4	26	23								53	
EG1	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$	$C C$		1	6	10	7		○									24	
		$C c$			2	4	4	5	6	④	1							26	
		$c c$				1	4	14	⑧	1								28	
X	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 e_3$	$C C$			2	2	3	1			7	7	⑥					28	
		$C c$		1		1	6	2	1	3	1	①	5	3	1	1		26	
		$c c$						2	2	4			3	1	7	③	3	2	27
Chuseishinsenbon	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C C$									2	9	10	3	○			24	
Chuseishinsenbon	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C C$									1	1	1	5	6	④	1	19	
		$C c$												3	⑩	3	1	18	
		$c c$																	
Chuseishinsenbon	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C C$									12	38	6					56	
EG3	$e_1 e_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C c$		1	32	14	6	2										55	
EG3	$e_1 e_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	—		4	⑨	5												18	
		—		1	8	8	○											17	
		—	1	4	8	4	1	○										18	
X	$E_1 e_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C C$	2	4	3	1				2	4	⑦	3					26	
		$C c$		1	3	2	1			2	2	4	4	2	④	2		27	
		$c c$			2	3						1	1	6	3	②		18	
Chuseishinsenbon	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C C$									14	⑫						26	
Chuseishinsenbon	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C c$									2	2	7	⑬	2	1		27	
		$c c$											3	7	⑥	1		17	
Chuseishinsenbon	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C C$									3	30	24					57	
EG6	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C c$													18	30	7	55	
EG6	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C C$									③	18	4					25	
		$C c$									3	8	11	③				25	
												4	③	4	7	5	1	24	
X	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C c$									1	1	3	5	⑦	8	1	26	
Chuseishinsenbon	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	$C c$												2	⑪	13	1	27	
		$c c$													6	⑫	7	1	26

1) $C C$, $C c$, $c c$: Tentatively denoted pairs for early-heading gene.

Table 8. Segregation of F_3 lines in the crosses of two medium-type II varieties with EG1, EG3 and EG6.

Cross	F_3 line				χ^2 -test (1:2:1)
	Early line	Segregating line	Late line	Total	
EG1 X Kinmaze	14	22	12	48	$\chi^2=0.500^{1)}$ $0.90>P>0.75$
EG1 X Chuseishin-senbonn	11	24	13	48	$\chi^2=0.167^{1)}$ $0.95>P>0.90$
EG3 X Kinmaze	13	21	14	48	$\chi^2=0.792^{2)}$ $0.75>P>0.50$
EG3 X Chuseishin-senbonn	12	22	14	48	$\chi^2=0.500^{2)}$ $0.90>P>0.75$
EG6 X Kinmaze	13	26	9	48	$\chi^2=1.000^{3)}$ $0.75>P>0.50$
EG6 X Chuseishin-senbonn	12	27	9	48	$\chi^2=1.125^{3)}$ $0.75>P>0.50$

1) Early($eses$ type) : Seg. (E_3es type) : Late (E_3E_3 type)

2) Early(eie_1 type) : Seg. (E_1e_1 type) : Late (E_1E_1 type)

3) Early(cc type) : Seg. (Cc type) : Late (CC type)

EG1 および EG3 との交雑 F_2 では、それぞれ E_3 および E_1 の分離により、EG1 または EG3 に等しい早生型と中間親ないし各品種に相当する晩生型が 1 : 3 の比で生じることになるが、Fig. 4、5 で明らかなように、結果は期待どおりであった。また、ここにとりあげなかった他の 4 EG 系統との交雑 F_2 において観察された分離も、予想される遺伝子型の分離とよく対応していた。

4 品種と上記の 3 系統 EG1、EG3 および EG6 との組合せについて後代検定を行った。Table 9 はホウヨクに関して代表的な F_3 系統における出穂期の頻度分布を、また Table 10 は 4 品種各 2 組合せで観察された系統分離を示したものである。4 品種とも、EG6 との組合せでは系統間に少なくとも主働遺伝子の分離は認められず、また EG1 および EG3 との組合せでは、EG1 または EG3 に相当する早生型系統、 F_2 と同型の分離系統および各品種に相当する晩生型系統が 1 : 2 : 1 の比に出現した。これらの結果はいずれも F_2 における遺伝子型の推定が正しいことを示しており、瑞豊、アケボノ、ホウヨクおよびシラヌイの E_1 、 E_2 、

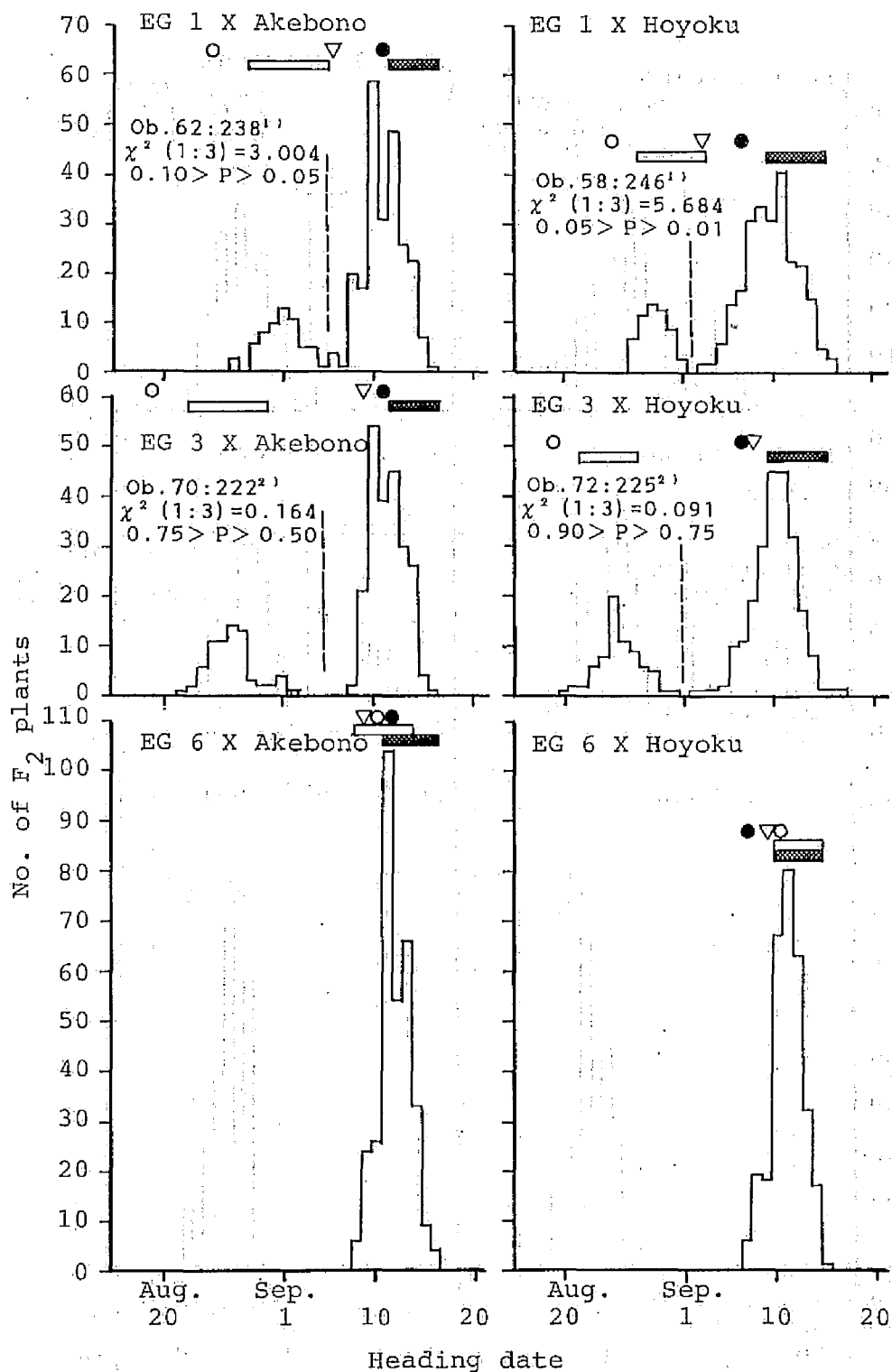


Fig. 4. Frequency distributions of heading date in the F₂ populations (1980) derived from the crosses between late-type varieties (Akebono, Hoyoku) and EG lines (EG1, EG3, EG6).

▨, ▤ : Ranges of heading date in variety and EG line, respectively.

●, ○, ▽ : Mean heading date of variety (●), EG line (○) and F₁ (▽) in 1979.

1) early type:late type = (E₁ E₁ e₂ e₂ e₃ e₃) : (E₁ E₁ e₂ e₂ E₃ —)

2) early type:late type = (e₁ e₁ e₂ e₂ E₃ E₃) : (E₁ — e₂ e₂ E₃ E₃)

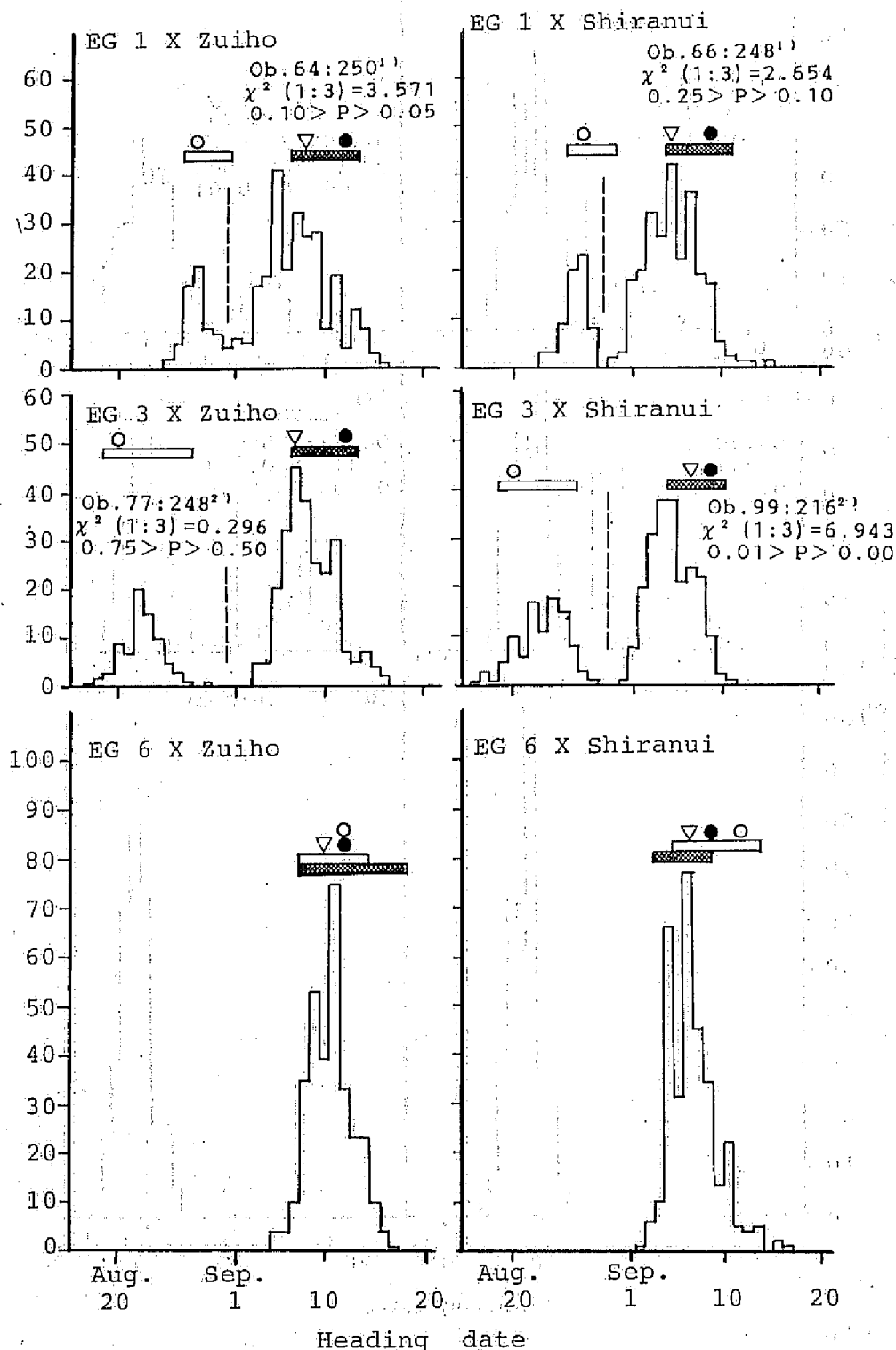


Fig. 5. Frequency distributions of heading date in the F_2 populations (1980) derived from the crosses between late-type varieties (Zuiho, Shiranui) and EG lines (EG1, EG3, EG6).

▨, ▭ : Ranges of heading date in variety and EG line, respectively.
●, ○, ▽ : Mean heading date of variety (●), EG line (○) and F_1 (▽) in 1979.

- 1) early type:late type = $(E_1 E_1 e_2 e_2 e_3) : (E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 -)$
- 2) early type:late type = $(e_1 e_1 e_2 e_2 E_3 E_3) : (E_1 - e_1 e_2 E_3 E_3)$

Table 9. Frequency distributions of heading date in representative F_3 lines derived from the crosses of Hoyoku with EG1, EG3 and EG6.

Parent and cross	Genotypes of parent and F_2 plants	Heading date of F_3 plants																	Total
		Aug.								Sep.									
		18	20	22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	
Hoyoku	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$												2	26	14	1			53
EG1	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$					17	31	5											53
EG1	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$ [3	9	④													16
					1	8	8	1	○										18
×	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 e_3$ [2	3	1				3	②	2	5				18
						2	3	1					1	4	②	2	2		18
												4	7	⑤	1				17
	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ [2	6	⑦	3			18
Hoyoku	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$												7	24	6	3			40
EG3	$e_1 e_1 e_2 e_2 E_3 E_3$	2	22	21	8														53
EG3	$e_1 e_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ [1	⑧	8	1												18
			1	4	8	3	2		○										18
×	$E_1 e_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ [1	3	1							3	2	③	5					18
					1	2	2					3	3	⑤	2				18
Hoyoku	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ [4	9	⑤					18
													3	5	8	①			17
Hoyoku	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$												5	15	21	2			43
EG6	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$													11	31	10			52
EG6													④	5	8				17
×	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ [⑧	8	2			18
Hoyoku															⑨	6	2		17

Table 10. Segregation of F_3 lines in the crosses of four late-type varieties with two EG lines.

Cross	F_3 line				χ^2 -test (1:2:1)
	Early line	Segregating line	Late line	Total	
EG1 X Zhuiho	12	24	12	48	$\chi^2=0.000$ $1.00 \geq P$
EG1 X Akebono	13	27	8	48	$\chi^2=1.792$ $0.50 > P > 0.25$
EG1 X Hoyoku	13	26	9	48	$\chi^2=1.000$ $0.75 > P > 0.50$
EG1 X Shiranui	12	23	13	48	$\chi^2=0.125$ $0.95 > P > 0.90$
EG3 X Zhuiho	13	19	16	48	$\chi^2=2.458$ $0.50 > P > 0.25$
EG3 X Akebono	12	27	9	48	$\chi^2=1.125$ $0.75 > P > 0.50$
EG3 X Hoyoku	13	21	13	47	$\chi^2=0.532$ $0.90 > P > 0.75$
EG3 X Shiranui	12	23	12	47	$\chi^2=0.021$ $0.99 > P > 0.95$

E_3 遺伝子座に関する遺伝子型は $E_1E_1e_2e_2E_3E_3$ であると結論される。

第4節 論 議

既知の3出穂期遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 を対象として我が国西南暖地の主要な11品種の遺伝子分析を行った結果、早生の2品種は E_1 のみ、中生Ⅰ型の3品種は E_1 と E_2 、中生Ⅱ型の2品種と晩生4品種は E_1 と E_3 を持つこと、および中生Ⅱ型の2品種は E_1 の変更遺伝子とみられる早生遺伝子を併せ持つことが判明した。

このように本実験においては、3遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 に関して3種類の遺伝子型が検出されたが、これは、3遺伝子に関して可能な固定型組合せ8 (2^3) 種類に比べるとごく僅かである。このことは、検出された3種類の遺伝子型が、西南暖地の栽培環境に適したものとして、従来さまざまな育種の過程で必然的

に選抜されてきたものであることを示唆しており、とくに E_1 が供試品種のすべてに見出されたことは、 E_1 が西南暖地における品種の適応に不可欠の遺伝子であることを示すものと言える。一方、供試品種の出穂期の早晩性の差は E_2 、 E_3 および 1 早生遺伝子の 3 遺伝子によってほぼ説明できることが明らかとなったが、このことは、これら 3 遺伝子が西南暖地品種群における早晩性の分化に主導的役割を果たしていることを示すものであろう。なお、 E_1 、 E_2 、 E_3 すべてを併せ持つ EG 7 (Table 1) 型の品種は晩生品種の中にも見出されなかったが、これは、EG 7 型のような極晩生品種では生育期間が実用的な栽培期間の範囲を超えるためと考えられる。

以上のように、比較的少数の遺伝子によって西南暖地品種群における出穂期の変異が説明できたので、つぎに、これらの遺伝子と西南暖地品種群の出穂特性との関係を考察する。

序説で述べたように、我が国品種はその出穂特性によって北海道品種群、東北・北陸地域品種群および西南暖地品種群の 3 群に大別され、西南暖地品種群は感光性が 3 群中最も強く、基本栄養生長性が北海道品種 (最小) と東北・北陸地域品種群 (最大) の中間にあるとされている (和田 1952、SAKAMOTO and TORIYAMA 1967、細井 1981)。さらに細井 (1981) は、西南暖地品種群内では基本栄養生長性の品種間差異が小さく、品種の早晩性は主に感光性の強弱によって決まることを明らかにした。これらの結果は、 E_1 、 E_2 、 E_3 の 3 遺伝子がいずれも感光性遺伝子であり、中でも E_1 の感光性が特に強い (川瀬 1961) ことを考慮すれば、本実験の成績に基づいて説明することが可能である。すなわち、西南暖地品種群の感光性が他の 2 群に比べて強いのは、この品種群の品種のおそらくほとんどすべてが E_1 を持ったためであり、また品種群内の早晩性の変異が感光性の強弱に依存するというのは、 E_2 、 E_3 および 1 早生遺伝子の組合せの如何によって感光性の強さが変化することを示すものと考えることができる。

感光性遺伝子座としては、本実験で分析対象としている E_1 座、 E_2 座、 E_3 座の外に Se 座 (CHANDRARATNA (1953) が命名、YOKOO and FUJIMAKI (1971) はこれを Im 座として報告) が知られている。横尾・菊池 (1977、1978) は、 Se 座に関する同質遺伝子系統を用いて我が国水稻品種の分析を行い、東北・北陸品種群は Se 座の早生遺伝子 (Se^e) を、また西南暖地品種群は Se 座の中生遺伝子

(Se'')を持つことを見出し、 Se 座が両品種群の分化に重要な役割を果たしていることを示した。なお、この Se 座は、 Se 座と密接に連鎖しているいもち病抵抗性遺伝子 $Pi-z$ 座と E_1 座とが独立遺伝をすることから、 E_1 座とは独立の遺伝子座であることが判明している (奥本 1984)。

一方、基本栄養生長性の大小を支配する遺伝子座として $Ef-1$ 座 (TSAI 1976) が知られている。最近、この $Ef-1$ 座上の早生遺伝子 $Ef-1$ は我が国の早生品種ばかりでなく、中生品種 (農林 8 号) や晩生品種 (晩生旭) にも存在することが判明したため、我が国水稻品種の大部分は早生遺伝子 $Ef-1$ を持つと推察されている (佐藤・林 1985、佐藤 1988、SATO *et al.* 1988)。

これらのことは、西南暖地品種は E_1 、 Se'' および $Ef-1$ をすべて持つことを意味している。このことと、前述のように地域別品種群が各々特徴的な出穂性を持つことを考え併せると、地域別品種群各々の中では各品種が適応に必要ないくつかの遺伝子を共通して持っている可能性が高く、品種群内で早、晩の差異をもたらす遺伝子は、本実験の結果からうかがわれるように、むしろ比較的少ないのではないかと推察される。したがって、品種群内の各品種に共通に存在する遺伝子を決定することができれば、東北・北陸地域品種群および北海道品種群についても、本章の西南暖地品種群を同様に早晩性の分化に關与する主動遺伝子を解明し得るものと期待される。この視点より、東北・北陸地域品種および北海道品種について、西南暖地品種が共通して持つ E_1 遺伝子の存否を明らかにする意義は大きいと考えられる。

第5節 摘 要

我が国西南暖地の栽培品種の出穂期に關与する遺伝子を検出・同定するために、この地方の代表的な栽培品種の中から早生 2 品種 (マンリョウ、日本晴)、中生 5 品種 (農林 6 号、農林 8 号、農林 22 号、金南風、中生新千本) および晩生 4 品種 (瑞豊、アケボノ、シラヌイ、ホウヨク) の計 11 品種を選んで既知の 3 晩生遺伝子 E_1 、 E_2 および E_3 に関して遺伝子型を異にする 7 系統 (7 EG 系統) 7 EG 系統と交雑し、 F_2 および F_3 を用いて出穂日に関する分離分析を行った。得られた結果は以下のとおりである。

(1) 早生 2 品種は E_1 を持ち、 E_2 と E_3 は持たない。

(2) 中生 5 品種のうち 3 品種（農林 6 号、農林 8 号、農林 22 号）は E_1 と E_2 を持ち、これらよりやや晩生の 2 品種（金南風および中生新千本）は E_1 、 E_3 および E_1 の作用を変更する 1 個の早生遺伝子を持つ。

(3) 晩生 4 品種はいずれも E_1 と E_3 を持つ。

以上の結果が示すように供試品種がすべて E_1 を持っていたことから、 E_1 は西南暖地品種にとって適応上不可欠の遺伝子であると考えられた。また、どの交雑組合せにおいても E_1 、 E_2 、 E_3 および上記早生遺伝子以外の主働遺伝子による分離が認められなかったことから、西南暖地品種間にみられる早晩性の変異は E_2 、 E_3 および 1 早生遺伝子によってほぼ説明できると考えられた。

第2章 東北・北陸地域の品種

第1節 緒言

福家(1952)によると、我が国東北・北陸地域の品種には6遺伝子座の晩生遺伝子(K 、 Z 、 M 、 G 、 O 、 F)のうちその5個を持つ6種類の遺伝子型と4個を持つ15種類の遺伝子型の合計21種類の遺伝子型が存在し、東北・北陸地域の品種群内の出穂期の変異はこれら6遺伝子座に関する遺伝子型によってほぼ説明できる。また福家(1952)は、我が国西南暖地品種はこれら6晩生遺伝子をすべて持つとしている。これらの指摘は、上記6遺伝子がいずれも東北・北陸地域品種群と西南暖地品種群の出穂性の差異に関与することを示唆しているが、これに対して横尾ら(1980)は、東北・北陸地域品種は L_m 座の早生遺伝子、西南暖地品種は L_m 座の中生遺伝子を持つことを明らかにし、両地域品種群の出穂性の差異は L_m 座の遺伝子型によって決定され、各品種群内に出穂性の差異は L_m 座とは異なる座の遺伝子によって決定されるとしている。このように、東北・北陸地域品種群と西南暖地品種群の間に認められる出穂性の差異をもたらす遺伝子と両地域における品種群内に出穂性の変異を決定する遺伝子との関係についてはまだ一致した結論が得られていない。したがって、東北・北陸地域品種群の出穂期に関与する遺伝子を明らかにして西南暖地品種群の出穂期に関与する遺伝子との関係を解明することは、我が国品種の出穂期に関する知見を体系化する上で極めて重要であると考えられる。

以上の観点より、東北・北陸地域の代表的な水稻栽培品種の中から農林1号、キヨニシキ、コシヒカリ、フジミノリおよび藤坂5号の5品種を選び、これに藤坂5号のいもち病抵抗性遺伝子 R_1 に関する同質遺伝子系統ER(YOKOO and FUJIMAKI 1971、横尾・菊池 1978)を加えた6品種・系統について、 E_1 、 E_2 、 E_3 3遺伝子に関する遺伝分析と未知遺伝子の検出を行った。本章はその結果について述べたものである。

第2節 材料および方法

東北・北陸地方の代表的な栽培品種、農林1号、キヨニシキ、コシヒカリ、フジミノリおよび藤坂5号と藤坂5号のいもち病抵抗性遺伝子 R_2 に関する同質遺伝子系統ER (YOKOO and FUJIMAKI 1971) の6品種・系統を父本、出穂期遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 に関して遺伝子型を異にする7種類の検定系統 (EG1～EG7、Table 1) を母本として品種・系統ごとに7組合せ、計42組合せの交配を行った。

各組合せとも F_1 5～20個体、 F_2 300個体の出穂日を調査し、供試品種・系統それぞれについて、 E_1 、 E_2 および E_3 に関する遺伝子型を推定するとともに、早生遺伝子の有無を検討した。早生遺伝子を持つと推定された品種・系統については、早生遺伝子の分析に最も適した組合せを1つ選び、その F_2 集団から無作為に60個体 (コシヒカリを親とする組合せでは48個体) を抽出して個体別に F_3 系統 (系統内個体数25あるいは50) を栽培し、全個体の出穂日を調査した。ただし、フジミノリと藤坂5号の2品種はともに早生遺伝子を持つと推定されたが、前者については F_3 種子の発芽不良のため、また後者については出穂期遺伝子座に関する遺伝子型がERと等しいとみられるため、 F_3 における後代検定は実施しなかった。

なお、ERとEG6との組合せでは、 F_2 で1主働遺伝子によるとみられる分離が観察されたので、この遺伝子とERが持ついもち病抵抗性遺伝子 R_2 との連鎖関係を明らかにするため、上記とは別に育成した F_2 個体別 F_3 系統を用いていもち病抵抗性の検定を行った。

出穂日の調査は個体ごとに行い、個体内で最初に出穂した穂の先端が止葉葉鞘より抽出した日をその個体の出穂日とした。なお、 F_2 、 F_3 両世代を通じて、各組合せとも親品種・系統を50個体ずつ雑種集団に隣接して栽植した。 F_1 、 F_2 および F_3 の栽培年次は、Table 11に示すように、供試品種・系統によって異なっている。1988年のみ播種日、移植日がやや早くなっているのは、早生遺伝子の分析に配慮したためである。各年次とも、本圃における栽植方法は第1章で述べたとおりである。

EG6×ERの F_3 系統に関するいもち病抵抗性の検定は、育苗バットで育成した F_3 系統 (系統内個体数19) の幼苗 (4～5葉期) にいもち病菌系研53-33の孢子浮遊液 (1×10^4 孢子/ml) を噴霧接種することによって行った。接種後10

Table 11 Years when F_1 , F_2 and F_3 plants were grown, and the dates of sowing and transplanting in each year.

Cross	Year		
	F_1	F_2	F_3
EG lines X Norin 1	1981	1982	1988
EG lines X Kiyonishiki	1979	1980	1988
EG lines X Koshihikari	1979	1980	1981
EG lines X Fujiminori	1979	1980	—
EG lines X Fujisaka 5	1980	1984	—
EG lines X ER	1980	1981	1988

Year	Sowing	Transplanting
	date	date
1979	May 19	June 27
1980	May 19	June 27
1981	May 15	June 26
1982	May 17	June 29
1984	May 17	July 4
1988	May 2	June 10

日目に病徴を観察し、 F_3 系統を抵抗性固定系統、分離系統および感受性固定系統の3群に分類した。

第3節 結果

分析の結果、農林1号とキヨニシキの2品種、フジミノリ、藤坂5号およびERの3品種・系統はそれぞれ E_1 、 E_2 、 E_3 に関して同じ遺伝子型を持つと推定された。そこで、本節では供試品種・系統を(1)農林1号およびキヨニシキ、(2)コシヒカリ、(3)フジミノリ、藤坂5号およびERの3群に分け、得られた結果は群ごとにまとめて記述することにする。また、説明を簡潔にするため、7検定系統との交雑で得られた結果をすべて示すことは避け、説明に必要な組合せの結果のみをとりあげることにする。

(1) 農林1号およびキヨニシキ

Fig. 6は、農林1号およびキヨニシキと3検定系統EG1、EG2、EG3との組合せについて、 F_2 における出穂日の頻度分布を示したものである。なお、Fig. 6には F_2 世代における両親の分布範囲ならびに F_1 世代における F_1 および両親の各平均出穂日を併せ示した。

Fig. 6でまず明らかなように、両品種いずれについてもEG1との組合せでは超越分離が認められなかった。両品種がもし E_2 または E_3 を持つならば、EG1より晩生の $E_1E_1E_2E_2e_3e_3$ 型または $E_1E_1e_2e_2E_3E_3$ 型超越分離個体が出現するはずである。したがって、両品種は E_2 も E_3 も持たないと推定できる。次に、EG2およびEG3との組合せでは両品種とも早晩両方向に多数の超越分離個体が認められたが、このうち晩生の超越分離個体は、両品種がEG2あるいはEG3にない晩生遺伝子（仮に X とする）を持つために生じた、 E_2E_2XX 型個体あるいは E_3E_3XX 型個体であると考えることができる。ここで、もし X が E_1 と異なる遺伝子であるとすれば、EG1との組合せにおいても晩生の超越分離個体が出現することになり、実験結果に反する。一方、 X が E_1 と同一の遺伝子であるとすれば、EG2との組合せでは E_1 と E_2 を併せ持つEG4型の晩生超越分離個体が、またEG3との組合せでは E_1 と E_3 を併せ持つEG6型の晩生超越分離個体が出現することになるが、実験結果はこの仮定と矛盾しない。以上のことから、両品種の3晩生遺伝子に関する遺伝子型は、 $E_1E_1e_2e_2e_3e_3$ であると推定された。

しかしながら、両品種はEG1よりも明らかに早生であるので、EG1にはない早生遺伝子を持つと推測された。その早生遺伝子の分離を観察するには、 E_1 、 E_2 あるいは E_3 の分離がなく、したがって早生遺伝子の分離のみが観察できるEG1との組合せを用いるのが適当である。そこで、EG1との組合せの F_3 を用いて、両品種のそれぞれが持つ早生遺伝子の検出・同定を試みた。

はじめに、農林1号とEG1との組合せについて、代表的な F_3 系統における出穂日の頻度分布を示すとTable 12のとおりである。すなわち、この組合せでは、 F_3 全60系統の大部分は晩生親のEG1よりも早い平均出穂日を示したが、EG1と出穂期の等しい晩生親型固定系統が1系統（L. No. 114）見出された。また、出穂期に関して少なくとも見かけ上固定している系統が上述の1系統を含めて6系統（L. No. 96、74、70、92、99、114）認められた。これら晩生親型固定系

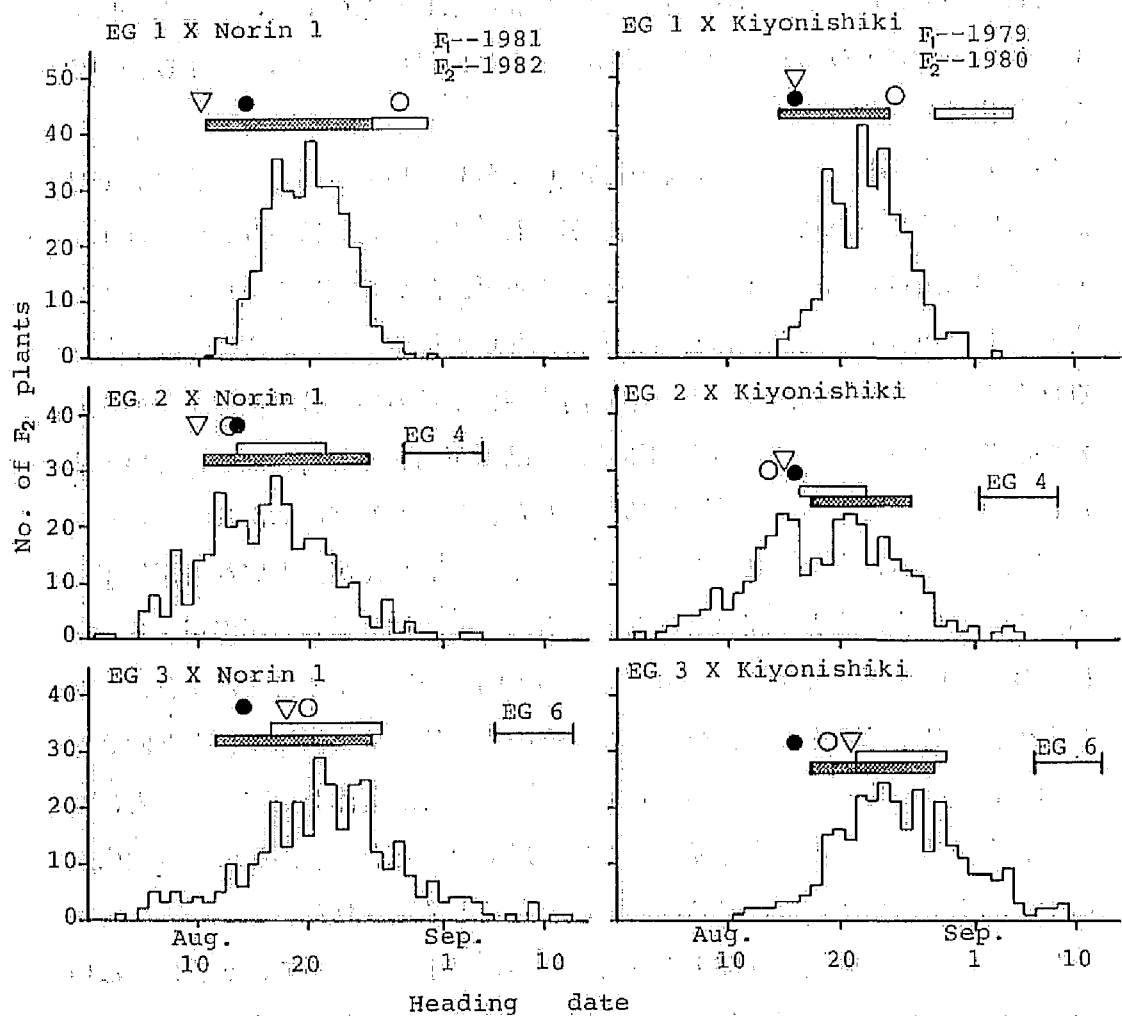


Fig.6. Frequency distributions of heading date in F_2 populations (EG lines X Norin 1 and Kiyonishiki).

▨, ▤ : Ranges of heading date in variety and EG line in F_2 generation.

●, ○, ∇ : Mean heading date of variety (●), EG line (○) and F_1 (∇) in F_1 generation.

Table 12. Frequency distributions of heading date in representative F₃ lines (EG1 x Norin1).

Parent and cross	Genotypes ¹⁾ of parent and F ₂ plant	Line No.	Heading date of F ₃ plants (1988)																	No. of F ₃ lines observed	
			Aug.																Sep. 1		Total
			2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30				
Norin 1 EG1	<i>P P Q Q r r</i>		36	39	11	3	1												90		
	<i>p p q q R R</i>													54	29	1			84		
EG1 × Norin 1		96	13	9	1	1													24	23	
	<i>P—Q—R—</i>	63	7	4	5	3			1	1									21		
		64	1	3	4	4	5		1	4	1	1	1	1					26		
		87	2	4	5	8	1	2	1										23	10	
	<i>P—Q—r r</i>	62		4	1	7	4	1	1	2	2								22		
		115	1	5	1	2	2	3	2	2			1	1					20		
		74		5	10	6	1												22	11	
	<i>P—q q R—</i>	70		3	10	8	3												24		
		120		3	5	2	6	3		2	3								24		
		80		1	3	6	3	4	2	5			1	1					26		
		92			15	6	4												25	9	
	<i>p p Q—R—</i>	104		7	2	3	4	1	1	3	1	3							25		
		88		1	4	2	3	1	3	2	2	3	2	2	2				27		
		99					3	11	8										22	4	
	<i>P—q q r r</i>	103						2	3		2	2	2	4		3	2		20		
	<i>p p Q—r r</i>	97									3	1	10	4	3	1			22		
		114											25	1	1				27	2	
	<i>p p q q R—</i>	112												2	7	9	3	1	22		
		<i>p p q q r r</i>	---																0	0	
		Total																	60		

χ^2 -test for *P—Q—R—* : *P—Q—r r* : *P—q q R—* : *p p Q—R—* : *P—q q r r* : *p p Q—r r* : *p p q q R—* : *p p q q r r* = 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1, $\chi^2=4.158$, $0.90 > p > 0.75$

1) *P—* = *P P* and *P p* : *Q—* = *Q Q* and *Q q* : *R—* = *R R* and *R r*.

統および全固定系統の数は、早生優性の3遺伝子の分離を想定した場合の理論出現頻度それぞれ60系統 $\times 1/64 = 0.94$ 系統および60系統 $\times 8/64 = 7.5$ 系統とほぼ一致している。このことから、 F_3 系統の分離に関与しているのは早生優性の3遺伝子であると仮定することができた。

この仮定に基づき、これら3早生遺伝子が両親のいずれに由来しているかを考察すると次のようになる。まず、最晩生の1系統(L.No. 112)以外にも7系統において晩生方向への超越分離個体(合計14)が認められたこと、およびL.No. 114を除く上記5固定系統がすべて晩生親系統EG1より早生であったことから、早生3遺伝子がすべて農林1号またはEG1に由来する遺伝子であるとは考えられない。つまり、早生3遺伝子は早生親と晩生親にそれぞれ2個と1個または1個と2個の形で分かれて存在するとみるべきである。しかし、もし後者であるとする、期待される晩生方向への超越分離系統・個体の出現頻度は観察値より遥かに多くなると考えられる。したがって、早生3遺伝子のうち2個は農林1号、1個はEG1の遺伝子と推定される。

そこで、この推定の可否を確かめるため、仮に農林1号の持つ早生遺伝子をPおよびQ、EG1の持つ早生遺伝子をRで表し(作用力は $P > Q > R$ とする)、 P/p 、 Q/q 、 R/r 3対の遺伝子で構成される8種類の遺伝子型 $P-Q-R$ —、 $P-Q-r r$ 、 $P-q q R$ —、 $p p Q-R$ —、 $P-q q r r$ 、 $p p Q-r r$ 、 $p p q q R$ —および $p p q q r r$ を用いて各系統の F_2 親個体の遺伝子型を推定を試みたところ、Table 12に掲げる結果が得られた。個体数が十分でないため F_2 親の遺伝子型の推定が必ずしも容易でない F_3 系統も若干あったが、Table 12でみられるように、これら8種類の遺伝子型各々に属するとみてよい F_3 系統の数の観察比23:10:11:9:4:1:2:0は、3遺伝子分離における期待比27:9:9:9:3:3:3:1($\chi^2=4.158$, $0.90 > P > 0.75$)に適合している。したがって、3早生遺伝子に関する遺伝子型は、農林1号が $PPQQrr$ 、EG1が $ppqqRR$ であると推定される。なお、ここでEG1が持つと推定されたR遺伝子は、検定系統(EG系統)間の交雑では分離しないので、検定系統すべてに存在する遺伝子と考えられる。

次に、キヨニシキとEG1との組合せでは、Table 13に示すように、 F_3 系統は大きく早生型、分離型および晩生型の3群に大きく分けることができ、さらに、

Table 13. Frequency distributions of heading date in representative F₃ lines. (EG1 X Kiyonishiki).

Parent and cross	Genotypes of parent and F ₂ plant		Heading date of F ₃ plants (1988)																		Total	No. of F ₃ lines observed
			Aug.																			
			2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	31				
Kiyonishiki	S S	T T	2	24	35	7	2												70			
EG1	s s	t t											5	40	39	2			86			
		T T	1	4	13	3													21	3		
	S S	T t	1	4	8	8	2	1	1										25	9		
		t t			5	7	8	3											23	8		
		T T		1	4	3	5	3	2	2	1	1							22	5		
EG1	S s	T t			3	3	2	1	3	1	4		5						22	12		
× Kiyonishiki		t t					2	2	1	5	4	1	5						20	4		
		T T							4	4	2								10	5		
	s s	T t							1	1	5	7	7	2					23	7		
		t t										1	19	2					22	7		
	Total																			60		
χ^2 -test for S (1:2:1) ... S S : S s : s s = 20:21:19, $\chi^2=5.433$, 0.10>P>0.05																						
χ^2 -test for T (1:2:1) ... T T : T t : t t = 13:28:19, $\chi^2=1.467$, 0.50>P>0.25																						
χ^2 -test for independence between S and T, $\chi^2=3.198$, 0.75>P>0.50, d.f.=4																						

各群の系統も早生型、分離型および晩生型に分けることができた。そこで、各系統内の分離の状況も考慮して前者の分離には作用力の大きい1早生遺伝子（仮記号 S ）、後者の分離には作用力の小さい1早生遺伝子（仮記号 T ）が関与していると仮定し、 S/s 、 T/t 2対の遺伝子で構成される9種類の遺伝子型 $SSTT$ 、 $SSTt$ 、 $SStt$ 、 $SsTT$ 、 $SsTt$ 、 $Sstt$ 、 $ssTT$ 、 $ssTt$ および $ssst$ を用いて各系統の F_2 親個体の遺伝子型を推定したところ、Table 13に掲げる結果となり、 F_3 系統数の観察比（早生ホモ型：ヘテロ型：晩生ホモ型）は、 S 、 T いずれについても1遺伝子分離における期待比1：2：1に適合した。したがって、両早生遺伝子に関するキヨニシキおよびEG1の遺伝子型はそれぞれ $SSTT$ および $ssst$ であると推定される。なお、前述のように、検定系統（EG系統）はすべて早生遺伝子 R を持つと推定されたが、本組合せでは R 遺伝子に関する分離が認められなかった。したがって、キヨニシキは R 遺伝子を持つと推測される。

以上の結果から、農林1号およびキヨニシキは、 E_1 、 E_2 、 E_3 の3晩生遺伝子についてはともに $E_1E_1e_2e_2e_3e_3$ の遺伝子型を持つこと、さらに、前者はこれに加えて2個の優性早生遺伝子（ P 、 Q ）を、また後者はEG各系統に共通の早生遺伝子（ R ）を含む3個の優性早生遺伝子（ R 、 S 、 T ）を持つと結論される。

（2）コシヒカリ

Fig. 7は、コシヒカリとEG1、EG2、EG3およびEG4との交雑 F_2 における出穂日の頻度分布をFig. 6と同様の方法で示したものである。4交雑組合せのうちEG1、EG2およびEG3との3組合せでは早晩両方向への超越分離が認められたが、EG4との組合せでは超越分離は認められなかった。もしコシヒカリが E_1 、 E_2 以外の晩生遺伝子を持つとすると、EG4との組合せでも晩生方向への超越分離が生じたはずであり、また、もしコシヒカリが E_1 、 E_2 のいずれかを持たないとすると、EG4との組合せで早生方向への超越分離が生じたはずである。このため、コシヒカリは E_1 、 E_2 を持ち、 E_1 、 E_2 以外の晩生遺伝子を持たないと推定された。また、このことから、EG4との組合せでコシヒカリ型、中間型、EG4型がほぼ1：2：1の比で出現したのは、コシヒカリがEG4にはない不完全優性の早生遺伝子を1個持ったためと推測された。

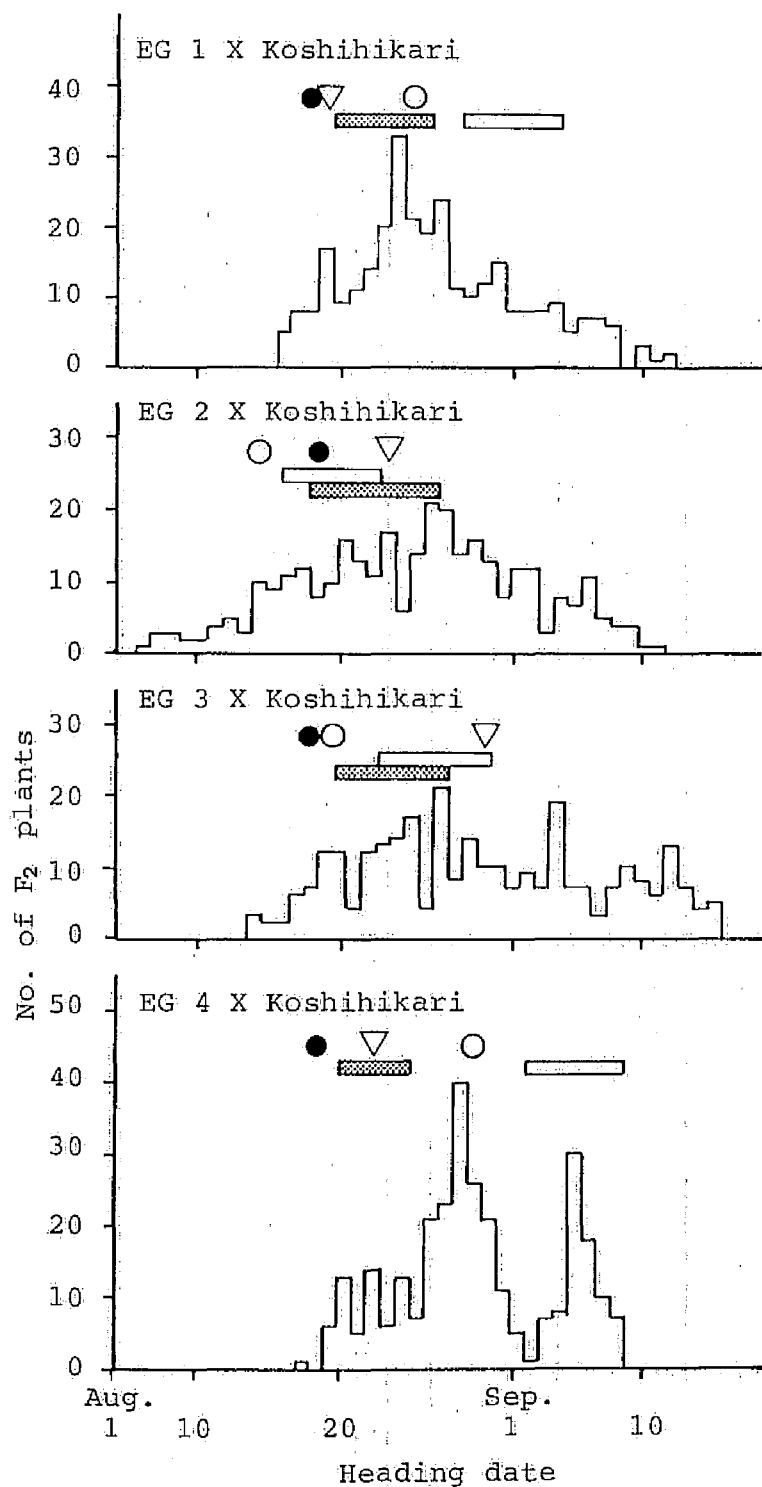


Fig.7. Frequency distributions of heading date in F₂ populations (EG lines X Koshihikari).

▨, ▭ : Ranges of heading date in variety and EG line in F₂ generation.

●, ○, ▽ : Mean heading date of variety (●), EG line (○) and F₁ (▽) in F₁ generation.

Table 14. Frequency distributions of heading date in representative F_3 lines (EG4 \times Koshihikari)

Parent and cross	Genotypes ¹⁾ of		Heading date of F ₃ plants (1981)													No. of F ₃ lines observed	
	parent and F ₂ plant	Aug.	Sep.										Total				
			12	14	16	18	20	22	24	26	28	30		1	3		5
Koshihikari	XX	rr			22	25	8									55	
EG4	xx	RR									23	33	2			58	
		RR	12	11	6											29	
	XX	Rr	1	7	8	6	3									25	15
		rr			7	15	7									29	
		RR	4	3	2	2	9	12	8	2	7	7				56	
EG4	Xx	Rr	1	2	1	5	6	1	9	9	3	10	2	2		51	21
× Koshihikari		rr				11	6	1		12	9	8	2	5	1	55	
		RR									14	12				26	
	xx	Rr									2	12	11	1		26	12
		rr										7	12	6		25	
Total																	48

χ^2 -test for $X(1:2:1) \dots \chi^2=1.125, 0.75 > P > 0.50$

1) X and x are to be either P and p or Q and q , respectively.

そこで、この推測を確認するため、コシヒカリとEG 4との組合せについて次代検定を実施した結果、Table 14に示すように、 F_3 系統は早生型、分離型、晩生型の3群に1 : 2 : 1の比で分離し ($15:21:12: \chi^2=1.125, 0.75>P>0.50$)、コシヒカリが1個の不完全優性早生遺伝子を持つことが確認できた。ただし、3群ともさらに早生型、分離型、晩生型の系統に分けることができたほか、早生親のコシヒカリよりも早生の系統および晩生親のEG 4よりも晩生の系統が見出されたので、コシヒカリとEG 4との交雑後代に生じる分離には、上記早生遺伝子のほかにもう1個の遺伝子が関与していると推察される。この遺伝子については、系統間、系統内の分離が必ずしも明瞭でないため分離の検定はできなかったが、早晩両方向に超越分離系統が見られることから、前項の農林1号の場合と同様、晩生対立遺伝子はコシヒカリに、また早生対立遺伝子はEG 4にあると考えられる。

コシヒカリは農林1号と農林22号との組合せによって育成された品種であるが、農林22号は出穂期主働遺伝子に関する遺伝子型がEG 4と等しい(第1章)ので、コシヒカリとEG 4との交雑後代には、前項の農林1号とEG 1との交雑後代に見出された早生3遺伝子 P 、 Q 、 R 以外の遺伝子の分離は生じないはずである。このことから、コシヒカリが持つと推定された上記1個の不完全優性早生遺伝子は、前項で農林1号が持つと推定された早生遺伝子 P 、 Q のうちのいずれかであり、また、コシヒカリからは検出されなかった早生遺伝子は前項で検定系統(EG系統)すべてが持つと推定された R であって、コシヒカリはその晩生対立遺伝子 r を持つと見ることができる。すなわち、コシヒカリの早生3遺伝子に関する遺伝子型は $PPqqrr$ 又は $ppQQrr$ と考えられる。

以上の結果から、コシヒカリは、 E_1 、 E_2 、 E_3 の3晩生遺伝子については $E_1E_1E_2E_2e_3e_3$ の遺伝子型を持ち、これに加えて農林1号が持つ2個の優性早生遺伝子のうちの1個(P または Q)とEG系統が持つ1個の早生遺伝子(R)の晩生対立遺伝子(r)を持つと結論される。

(3) フジミノリ、藤坂5号およびER

Fig. 8は、フジミノリ、藤坂5号およびERとEG 1、EG 3およびEG 6との交雑 F_2 における出穂日の頻度分布をFig. 6と同様の方法で示したものである。この

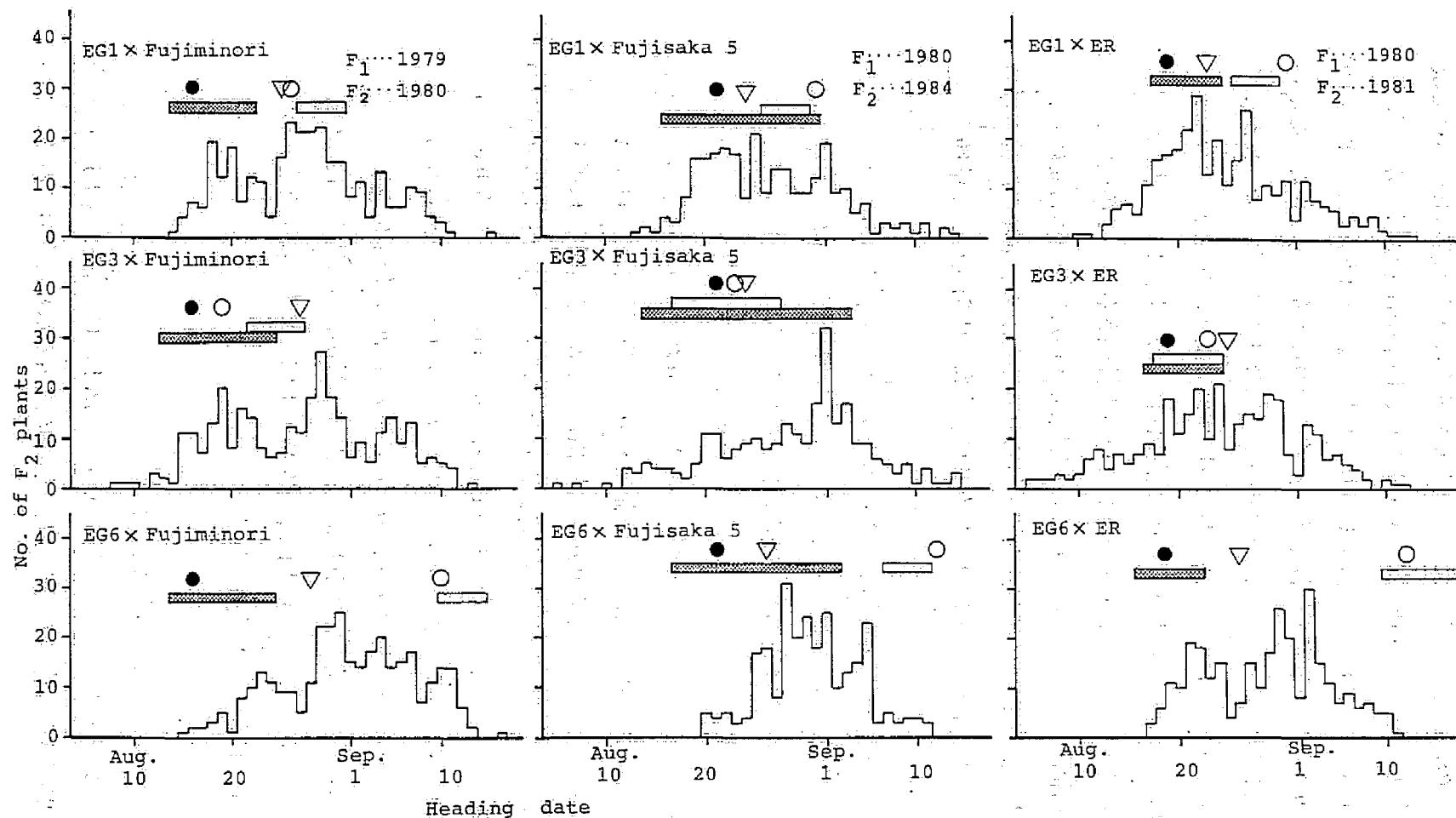


Fig. 8. Frequency distributions of heading date in the F_2 populations (EG lines \times Fujiminori, Fujisaka 5 and ER).

▨, □ : Ranges of heading date in variety (▨) and EG line (□) in the F_2 generation.

●, ○, ▽ : Mean heading date of variety (●), EG line (○) and F_1 (▽) in F_1 generation.

図で明らかなように、いずれの品種・系統においても、EG 1 および EG 3 との組合せでは早晩両方向に顕著な超越分離が生じたが、EG 6 との組合せでは超越分離が認められず、早生型（フジミノリ、藤坂 5 号、ER）、中間型、晩生型（EG 6）がほぼ 1 : 2 : 1 の比で出現した。これらのことは、各品種・系統がいずれも E_1 と E_3 を持つと同時に E_1 、 E_3 以外の晩生遺伝子を持たないこと、および EG 6 が持たない不完全優性の早生遺伝子を 1 個持つことを示している。このことから、フジミノリ、藤坂 5 号、ER の遺伝子型は $[E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3 + 1$ 対の不完全優性早生遺伝子] であると推定された。

ここで、ER と EG 6 との交雑で得られた F_2 個体を、 F_2 個体別 F_3 系統に対するいもち病菌研 53-33 接種の結果に基づいて、抵抗性遺伝子ホモ ($Pi-z^t / Pi-z^t$)、抵抗性遺伝子ヘテロ ($Pi-z^t / +$)、感受性遺伝子ホモ ($+ / +$) の 3 群に分け、群別に出穂日の頻度分布をみると、Fig. 9 に示すようになる。この図と Fig. 8 を対比すれば明らかなように、抵抗性遺伝子ホモ群は早生型、抵抗性遺伝子ヘテロ群は中間型、感受性遺伝子ホモ群は晩生型にそれぞれほぼ対応している。したがって、ER と EG 6 との交雑 F_2 で分離している不完全優性の早生遺伝子は $Pi-z$ 座と密接に連鎖する Se (L_n) 座上の早生遺伝子 Se^e であると推定される。

つぎに、ER と EG 6 との組合せについて実施した F_3 における後代検定の結果を示すと Table 15 のとおりである。この表で明らかなように、 F_3 系統は大きく早生型、分離型、晩生型の 3 群に、各群の系統はさらに早生型、分離型および晩生型に分けることができた。そこで、ER は、既述した不完全優性早生遺伝子 Se^e の外に、作用力の弱い早生遺伝子（仮記号 U ）を持つと仮定した。この仮定に基づいて各 F_3 系統の F_2 親個体の遺伝子型を推定した結果は Table 15 に掲げるようであって、 F_3 系統数の観察比（早生ホモ型：ヘテロ型：晩生ホモ型）は、 Se^e 、 U いずれについても、1 遺伝子分離における期待比 1 : 2 : 1 の比に適合した。なお、もし U が EG 系統の早生遺伝子 R と同じものであるならば、本交雑組合せで U に関する分離は生じないはずである。それ故 U は R とは異なる遺伝子であり、Table 15 に U に関する分離として示した 1 遺伝子分離は、文字どおり U の分離によるものであって、 R の分離によるものではないと言える。したがって、ER は R を持つと言える。

以上の結果を、藤坂 5 号は既述のように出穂期遺伝子型が ER と等しいと見ら

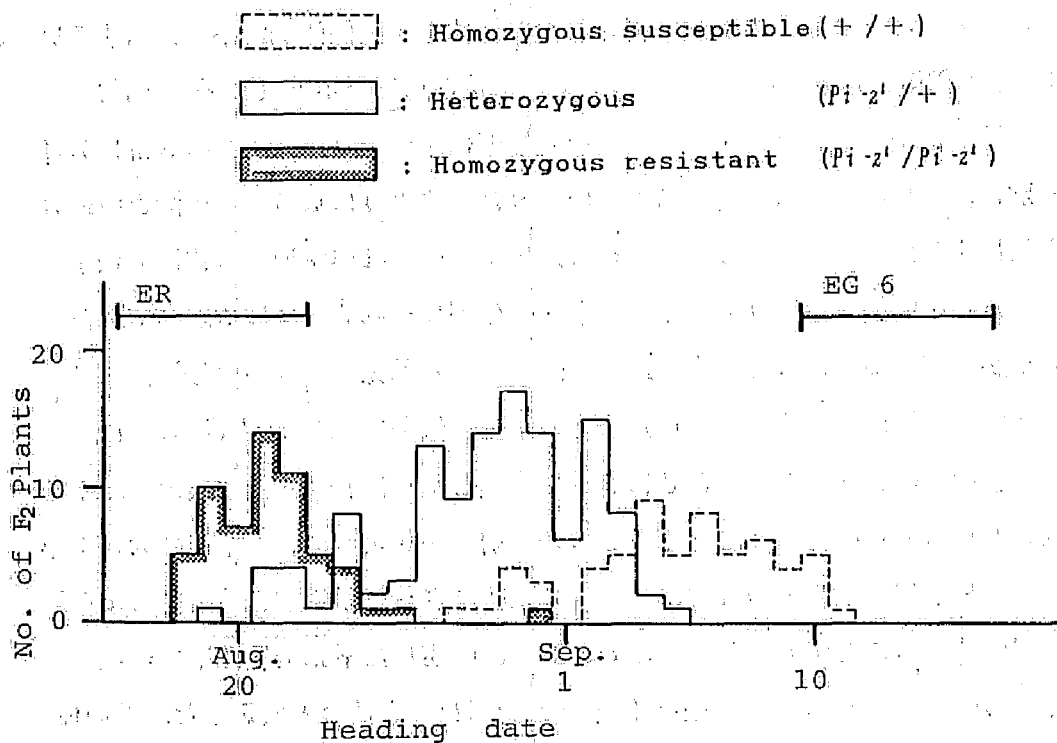


Fig. 9. Frequency distributions of heading date in three groups classified by blast resistance in the F_2 population derived from EG6 \times ER.

Table 15 Frequency distributions of heading date in representative F₃ lines (EG6 x ER)

[illegible]

れること、およびフジミノリは出穂特性が藤坂5号と極似している (SAKAMOTO and TORIYAMA 1967、細井1981) ことと併せ考えると、フジミノリ、藤坂5号およびERは、いずれも E_1 、 E_2 、 E_3 、 Se 座に関して $E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 Se^e Se^e$ の遺伝子型を持ち、これに加えて作用力の弱い1個の優性早生遺伝子 (U) およびEG系統に共通する1個の早生遺伝子 (R) を持つと結論される。

第4節 論 議

我が国東北・北陸地域の水稲品種について出穂期遺伝子の分析を行った結果、晩生遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 に関して $E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$ 、 $E_1 E_1 E_2 E_2 e_3 e_3$ および $E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ の3遺伝子型が見出されたほか、検定系統 (EG系統) が共通して持つ未同定の1早生遺伝子 (R) およびEG系統にはない数個の早生遺伝子 (Se^e 、 P 、 Q 、 S 、 T 、 U) が検出された。また、供試品種・系統のうち、キヨニシキ、フジミノリ、藤坂5号およびERはEG系統と同じく早生遺伝子 R を持つが、農林1号とコシヒカリは R の晩生対立遺伝子 r を持つと推定された。一方、筆者は、西南暖地の早生品種は $E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$ 型、中生品種は $E_1 E_1 E_2 E_2 e_3 e_3$ 型および [$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3 + 1$ 対の早生遺伝子] 型、晩生品種は $E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ 型であることを明らかにしている (第1章)。

これらの成績から、晩生遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 は東北・北陸地域と西南暖地の両品種群にわたって分布する遺伝子であり、本実験で新たに検出された遺伝子のうち、EG系統が持つ1早生遺伝子 (R) は西南暖地品種に共通する遺伝子、またEG系統にはない数個の早生遺伝子 (Se^e 、 P 、 Q 、 S 、 T 、 U) および R の晩生対立遺伝子 r は東北・北陸地域品種に特有の遺伝子であると考えられる。このうち E_1 は、東北・北陸地域品種の来歴 (Fig. 10) から窺えるように、東北・北陸地域品種の大多数に存在している可能性が高く、したがって、西南暖地から東北・北陸地域にわたる広い範囲の品種の出穂特性を決定している極めて重要な遺伝子であると考えられる。

西南暖地の品種では、 $E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$ 型品種、 $E_1 E_1 E_2 E_2 e_3 e_3$ 型品種、 $E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ 型品種の順に晩生度が高く、遺伝子型から予想される早晩性の順序 (Table 1) と完全に対応していた (第1章)。これに対して、東北・北陸地域

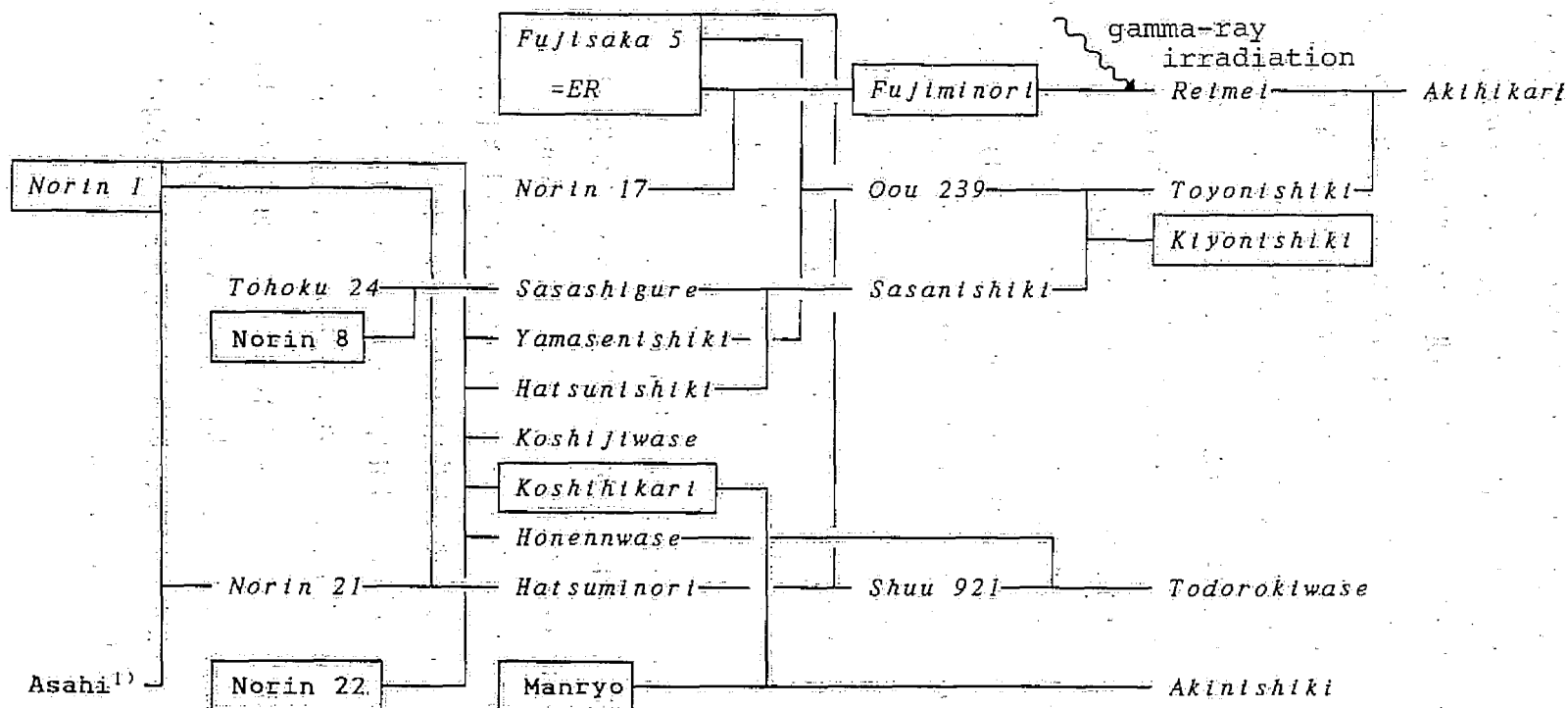


Fig.10. Pedigree of the varieties grown in the Tohoku-Hokuriku Region.

: Variety used as the material in this study or the previous study (OKUMOTO *et al* 1991). They were all proved to have E_1 gene.

Varieties grown in the Tohoku-Hokuriku Region and those in the South-West-Warm Region are shown in italics and romans, respectively.

1) Asahi was proved to possess the genotype of $E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ (SYAKUDO *et al* 1954, and KAWASE 1961).

の品種では、本実験の結果が示すように $E_1E_1e_2e_2E_3E_3$ 型の品種（フジミノリと藤坂5号）および $E_1E_1e_2e_2e_3e_3$ 型の品種（農林1号とキヨニシキ）は早生品種、 $E_1E_1E_2E_2e_3e_3$ 型の品種（コシヒカリ）は晩生品種であり、遺伝子型の効果と早晩性との間に矛盾が認められた。この事実は、東北・北陸地域品種の早晩性が、3晩生遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 だけでなく、これら遺伝子と本実験で検出された R 以外の早生遺伝子（ Se^e 、 P 、 Q 、 S 、 T 、 U ）および R の晩生対立遺伝子 r との種々の組合せによって決定されていることを示している。前述のように、 r 遺伝子は東北・北陸地域の品種に特有のものであるが、これを持つ品種と持たない品種が混在することを考慮すると、東北・北陸地域品種群と西南暖地品種群への分化には主として上記の早生遺伝子が関与しているものと推察される。

東北・北陸地域品種は西南暖地品種に比べて感光性が弱く基本栄養生長性が大きいとされており（SAKAMOTO and TORIYAMA 1967、細井 1981）、本実験に供試した6品種・系統についてもこれを裏付ける結果が得られている（山縣 1984a、著者ら未発表）。したがって、本実験で見出された R 以外の早生遺伝子は、感光性を抑制しかつ基本栄養生長性を増大させる作用を持つが、または少なくともそのいずれか一方の作用を有するはずである。一方、本実験で ER から検出され、フジミノリも藤坂5号も持つと推定された Se^e (Lm^e) は、感光性を抑制し基本栄養生長性を増大させる主働遺伝子であることが明らかにされており（横尾・菊池 1982）、さらに、東北・北陸地域品種の多くは共通して Se^e (Lm^e) を持つと考えられている（横尾・菊池 1978、横尾ら 1980）。これらのことを考慮すると、農林1号、キヨニシキ、コシヒカリで見出された R 以外の早生遺伝子（ P 、 Q 、 S 、 T ）のうち作用力の強い遺伝子はいずれも Se^e である可能性が高い。しかし、例えば晩生化作用の極めて強い遺伝子型 $E_1E_1e_2e_2E_3E_3$ を持つ藤坂5号が、晩生化作用中程度の遺伝子型 $E_1E_1E_1E_1e_3e_3$ を持つコシヒカリよりも著しく早生であることを、 Se^e の作用だけで説明するのは困難である。これらのことを総合すると、東北・北陸地域品種群における早晩性の遺伝解析を進めるためには、まず、本実験で見出された早生遺伝子の同定、とくに Se^e との異同の解明が必要と考えられる。

第5節 摘 要

我が国東北・北陸地域の栽培品種の出穂期に關与する遺伝子を検出・同定するために、この地域の代表的な栽培品種農林1号、キヨニシキ、コシヒカリ、フジミノリ、藤坂5号および藤坂5号のいもち病抵抗性遺伝子 $Pi-2^t$ に關する同質遺伝子系統ERの計6品種・系統と既知の3晩生遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 に關して遺伝子型を異にする7系統（7EG系統）との交雑後代 F_2 および F_3 を用いて出穂日に関する分離分析を行った。分析の結果は以下のとおりである。

(1)農林1号とキヨニシキは E_1 、コシヒカリは E_1 と E_2 、フジミノリ、藤坂5号およびERは E_1 と E_3 を持つ。

(2)供試した6品種・系統はいずれもEG系統にはない早生遺伝子を1個もしくは2個持ち、キヨニシキ、フジミノリ、藤坂5号、およびERはEG各系統に共通する1早生遺伝子を持つが、農林1号とコシヒカリはこの遺伝子を持たない。

(3)フジミノリ、藤坂5号およびERは $Se(Lm)$ 座の早生遺伝子(Se^e)を持つ。

以上の結果を第1章の結果と併せて検討した結果、 E_1 、 E_2 、 E_3 は東北・北陸地域と西南暖地の両品種群にまたがって分布する遺伝子であり、出穂期に關する両地域品種群への分化は、主に西南暖地の品種が持たない早生遺伝子の効果によるものであると結論できた。また、東北・北陸地域品種群内の早晚性は、晩生遺伝子 E_2 、 E_3 および本実験で検出された早生遺伝子の種々の組合せによって決定されると考えられた。

第3章 蓬萊品種

第1節 緒言

序説で示したように、蓬萊品種の基本栄養生長性は我が国品種に比べて著しく大きい。台中65号は代表的な蓬萊品種の1つであるが、この品種は坊主5号（北海道の品種）が持つ2個の早生遺伝子 $Ef-1$ および $m-Ef-1$ を持たないことが判明している（TSAI 1976）。 $Ef-1$ 、 $m-Ef-1$ の2遺伝子はともに基本栄養生長性を小さくする遺伝子である（TSAI 1989）ので、蓬萊品種が著しく大きい基本栄養生長性を示すのは、これらの2遺伝子を持たないことが大きな原因ではないかと考えられる。したがって、蓬萊品種と我が国品種とくに西南暖地品種群および東北・北陸地域品種群との出穂性の差異に関与する遺伝子を検出するためには、まずこれら2遺伝子に着目して蓬萊品種の分析を行う必要がある。

以上の観点より、台中65号および2早生遺伝子 $Ef-1$ と $m-Ef-1$ に関して互いに遺伝子型を異にする5同質遺伝子系統（TSAI 1976、KINOSHITA 1984、SATO *et al.*, 1988、以下台中65号も含めてT系統と呼ぶ）とEG系統間で交雑を行い、それらの $F_1 \sim F_3$ 後代を用いて $Ef-1$ および $m-Ef-1$ と E_1 、 E_2 、 E_3 との関係ならびにT系統が E_1 、 E_2 および E_3 座に持つ遺伝子を分析した。本章はその結果について論述したものである。

第2節 材料および方法

T系統の中から、Table 16に示す6系統を分析対象として取り上げた。

これら6系統を父本、7EG系統を母本として42組合せの交雑を行い、すべての交雑組合せについて、それぞれ F_1 5~20個体および次代 F_2 約300個体の出穂日を調査し、出穂期遺伝子に関する分離分析を行った。 F_2 における結果から、分析対象系統の遺伝子型の判定に重要と考えられた組合せについては、1組合せ当たり60の F_2 個体を無作為に抽出して個体別に F_3 系統（25個体／系統）を養成し、後代検定を実施した。なお、各組合せとも親系統を、 F_2 世代では50個体、 F_3 世代では25個体ずつ、それらの雑種集団に隣接するように栽植した。

Table 16. Genotypes of six T lines

(Taichung 65 and its five isogenic lines).

T Line	Genotype ¹⁾			
T65 (Taichung 65)	<i>ef -I</i>	<i>ef -I</i>	<i>m- Ef -I</i>	<i>+ m- Ef -I</i>
T65Ef-2	<i>Ef -I</i> ²	<i>Ef -I</i> ²	<i>m- Ef -I</i>	<i>+ m- Ef -I</i>
T65E ^a	<i>Ef -I</i> ^a	<i>Ef -I</i> ^a	<i>m- Ef -I</i>	<i>+ m- Ef -I</i>
T65E ^b	<i>Ef -I</i> ^b	<i>Ef -I</i> ^b	<i>m- Ef -I</i>	<i>+ m- Ef -I</i>
T65E ^a -m	<i>Ef -I</i> ^a	<i>Ef -I</i> ^a	<i>m- Ef -I</i>	<i>m- Ef -I</i>
T65E ^b -m	<i>Ef -I</i> ^b	<i>Ef -I</i> ^b	<i>m- Ef -I</i>	<i>m- Ef -I</i>

1) TSAI 1986c

EG系統とT系統との交雑F₁、F₂およびF₃の栽培年次、並びに各栽培年次における播種日および移植日はTable 17に示すとおりである。栽植方法および出穂日の調査方法は、第1章と同じである。

なお、F₃で後代検定を実施した4組合せのうちEG7 × T65Ef-2の1組合せについては、後代検定にあてたF₂個体の残りの種子を用いてF₂個体別F₃60系統を

Table 17. Years when F₁, F₂ and F₃ plants were grown and the dates of sowing and transplanting in each year.

Cross		Year		
		F ₁	F ₂	F ₃
EG lines	× T65 (Taichung 65)	1982	1986	1986 ¹⁾
	× T65Ef-2	1985	1986	1987
	× T65E ^a	1987	1988	--
	× T65E ^b	1987	1988	--
	× T65E ^a -m	1986	1987	--
	× T65E ^b -m	1986	1987	1988
Sowing		Transplanting		
Year	date	date		
1982	May 17	June 29		
1985	May 15	June 26		
1986	May 16	June 26		
1987	May 15	June 25		
1988	May 17	June 24		

1) Progeny of the F₂ plants cultivated in 1983.

ポットで育成し、日長処理を加えたのち、全個体の主穂の出穂日を調査した。これらF₃系統の育成法および処理法は次のとおりである。催芽後育苗箱に播種し、播種20日後に各系統20個体を10個体ずつ2個の1/5000 a ワグネルポットに移植し、移植2日後に1ポットは10時間日長（短日条件）下に、また他の1ポットは14時間日長（長日条件）下においた。基肥としてポット当たりN 1g、P₂O₅ 1.5g、K₂O 1gを与え、以後1/1000ハイポネックス溶液で追施肥を行うとともに適宜分けつを切除した。

第3節 結 果

実験の結果、T系統全6系統のE₁、E₂、E₃各遺伝子座に関する遺伝子型を明らかにすることができた。ここでは6系統を、*m-Ef-1*を持たない4系統（T65Ef-2、T65E^a、T65E^bおよびT65）と*m-Ef-1*を持つ2系統（T65E^a-*m*およびT65E^b-*m*）に分け、それぞれのE₁、E₂、E₃に関する分析結果を述べるとともに、前者については*Ef-1*座とE₁、E₂、E₃座との関係を、後者については*m-Ef-1*座とE₁、E₂、E₃座との関係を考察する。なお、説明を簡潔にするため、7EG系統との交雑で得られた結果をすべて示すことは避け、必要な組合せのみを選んで取上げることにする。

1. *Ef-1*座とE₁、E₂、E₃座との関係

(1) *Ef-1*を持つT系統とEG系統の組合せ

Fig. 11は、*Ef-1*を持つ3つのT系統（T65Ef-2、T65E^a、T65E^b）とEG 4（E₁E₁E₂E₂e₃e₃）、EG 5（e₁e₁E₂E₂E₃E₃）、EG 6（E₁E₁e₂e₂E₃E₃）およびEG 7（E₁E₁E₂E₂E₃E₃）との交雑F₂について、出穂日に関する頻度分布を両親の分布範囲とともに示したものである。なお、参考のためにF₁とF₁世代における両親の平均出穂期も併せて示したが、前述のようにこれらの栽培年次はF₂とは異なっている。

Fig. 11でまず明らかなように、3 T系統は、交雑相手のEG系統が同じであれば、EG系統の遺伝子型が何であってもF₂における分離の様相が互いに酷似していた。このことから、これら3系統の出穂期に関する遺伝子型は少なくとも主

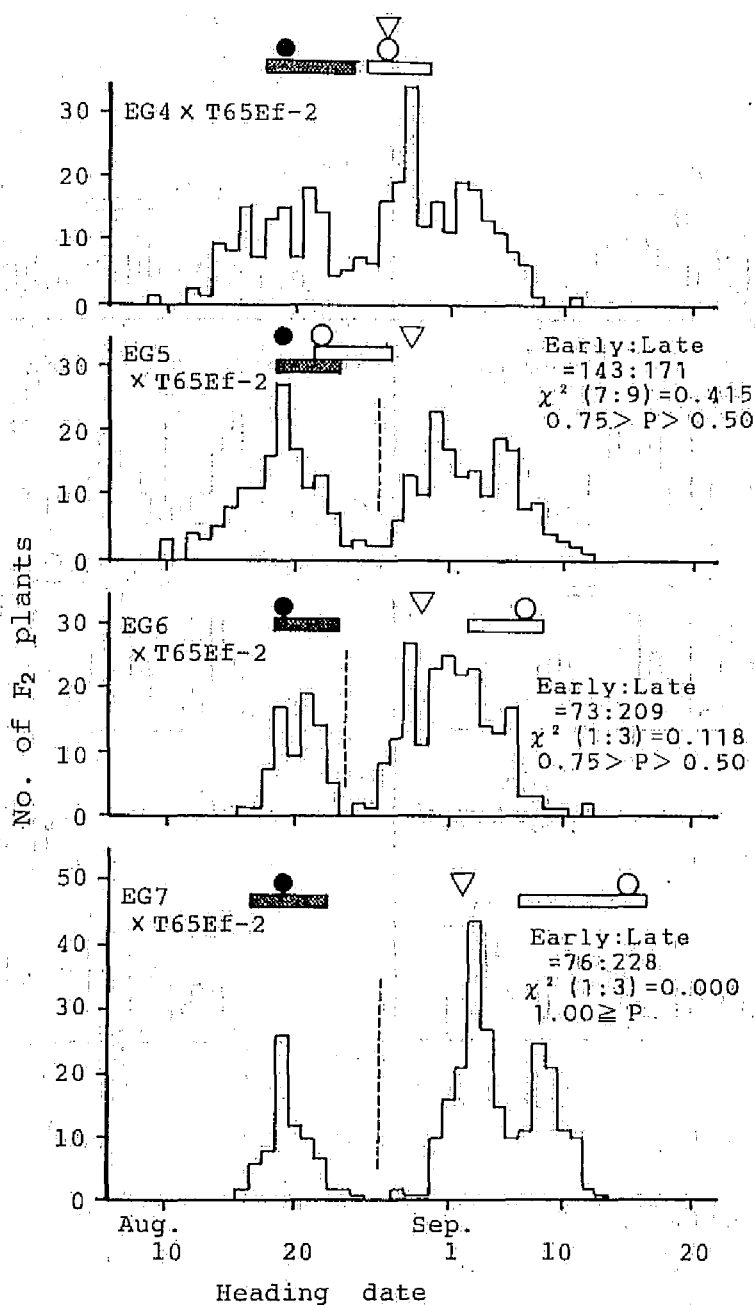
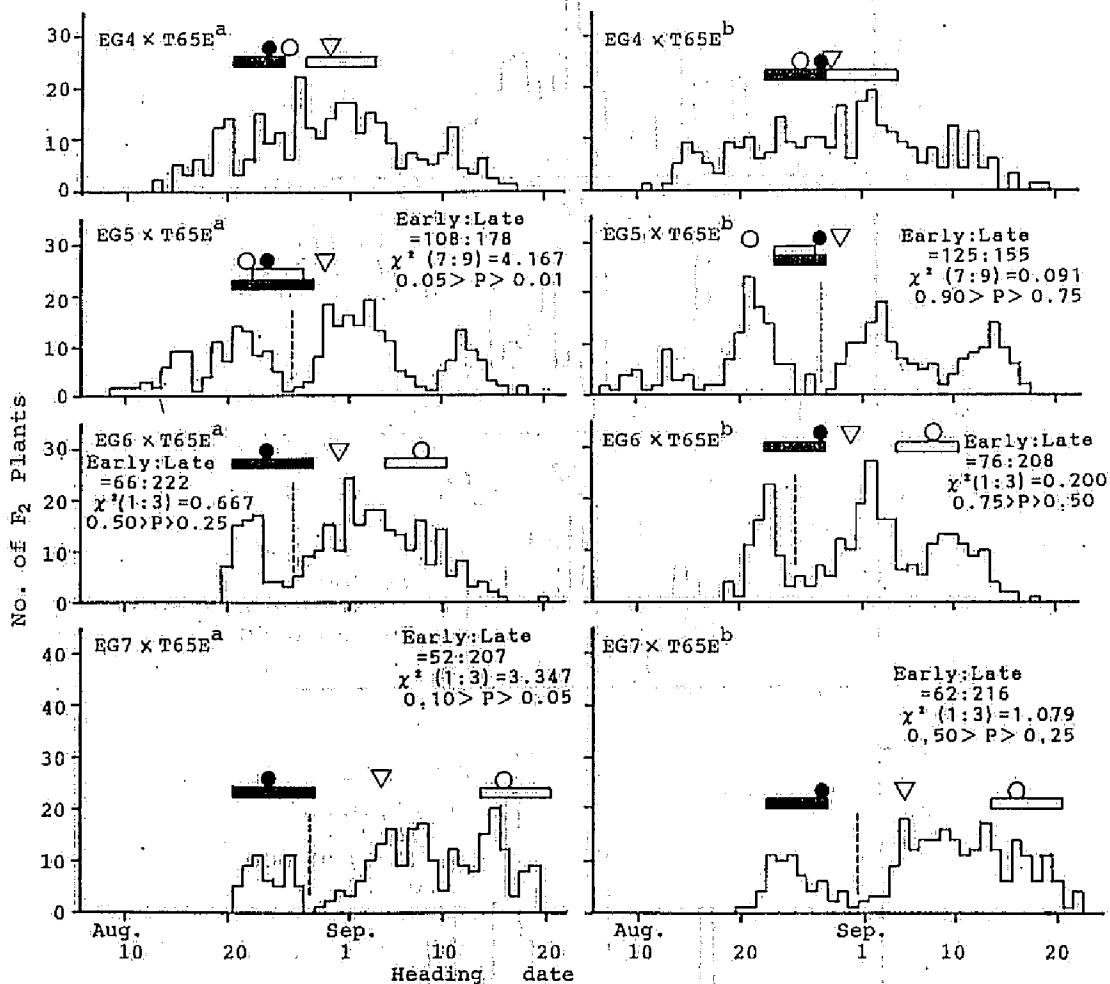


Fig.11-1. EG lines X T65Ef-2

Fig.11. Frequency distributions of heading date in F₂ populations (EG lines X T65Ef-2, T65E^a and T65E^b).

■, □ : Ranges of heading date of T lines (■) and EG line (□) in F₂ generation.

●, ○, ▽ : Mean heading date of T lines (●), EG line (○) and F₁ (▽) in F₁ generation.



働遺伝子については同じと考えられた。次に、3系統ともEG 4～EG 6との組合せでは早晩両方向に超越分離個体が生じ、EG 7との組合せでは超越分離個体が認められなかった。このことは、3系統がいずれもEG 4にはない晩生遺伝子、EG 5にはない晩生遺伝子およびEG 6にはない晩生遺伝子を持ち、かつ E_1 、 E_2 、 E_3 以外の晩生遺伝子は持たないことを示している。一方、EG 7との組合せでは、出穂期がT65Ef-2、T65E^aあるいはT65E^bにほぼ等しい早生個体と中間親型からEG 7型にかけて連続的に分布する晩生個体とが1:3の比に出現した。このことは、不完全優性の晩生遺伝子を持つ1遺伝子座の分離が生じたことを示しているが、上記のように3 T系統はすべて E_1 、 E_2 、 E_3 以外の晩生遺伝子は持たないとみられるので、この分離から3系統はいずれもその遺伝子座に劣性の早生遺伝子を、またEG 7は不完全優性の晩生遺伝子を持つとみることができる。この晩生遺伝子がもし E_1 、 E_2 、 E_3 のいずれかであれば、EG 4～EG 6との組合せのいずれかにおいて晩生超越分離が生じないはずである。したがって、この遺伝子は、 E_1 、 E_2 、 E_3 座以外の遺伝子座の晩生遺伝子であるといえる。

これらの結果から、T65Ef-2、T65E^a、T65E^bはいずれもEf-1の外に E_1 、 E_2 、 E_3 のすべてと作用力の大きい未知の不完全優性晩生遺伝子（Vと仮称する）座の早生遺伝子（v）を持つと推定されたので、各系統のEf-1座以外の遺伝子座に関する遺伝子型は $E_1 E_1 E_2 E_2 E_3 E_3 v v$ であると仮定した。

この仮定に従えば、本項にとりあげた3つのT系統とEG 4、EG 5およびEG 6との交雑F₂では、それぞれ E_3 、 E_1 または E_2 と上記Vとの2遺伝子による分離を生じ、かつどの交雑組合せでもEG 7型の晩生個体が出現することになるが、この予測は観察結果と一致している。例えば、EG 5との組合せでは早生型：晩生型がほぼ7:9に出現しているが、この分離は E_1 とVの2遺伝子の分離として説明することが可能である。また、EG 6との組合せでは早生型：晩生型がほぼ1:3となっているが、これは、 E_2 の分離が作用力の強いVの分離によって覆われたためとみることができる。EG 4との組合せでは早生型と晩生型の区分が明瞭でないため、分離比の検定はできなかったが、分離の状況からみて少なくとも2遺伝子が分離に関与していることは明らかである。一方、どの組合せにおいてもEG 7型晩生個体の出現が認められる。さらに、Fig. 11に示さなかった残りの3組合せについても、出現した分離は上記の推定に基づいて矛盾なく説

明することができた。

そこで前記の仮定の妥当性をさらに確認するため、EG 7 × T65Ef-2の組合せを選んでF₃による後代検定を実施した。

EG 7 × T65Ef-2の代表的なF₃系統について出穂日の頻度分布を示すとTable 18のとおりであって、F₃系統はT65Ef-2型早生固定系統、分離系統およびEG 7型晩生固定系統の3群に明瞭に分けることができ、その分離比15 : 26 : 19は1遺伝子分離の期待比1 : 2 : 1に適合した。この結果は、3 T系統がすべて1個の不完全優性晩生遺伝子(V)の早生対立遺伝子(v)を持つとした前記仮定が妥当であることを示している。

なお、3 T系統と7 EG系統間の交雑では、Fig. 11が例示するように、すべての組合せにおいてV座の遺伝子の分離が観察された。したがって、EG系統はすべてこの遺伝子座の晩生遺伝子Vを持つとみられる。

ここで、晩生遺伝子Vの感光特性に触れておくことにする。Table 19およびTable 20はEG 7 × T65Ef-2の組合せについてF₃系統の長日(14h日長)条件下および短日(10h日長)条件下での到穂日数の頻度分布を代表的系統を用いて示したものである。まず、Table 19で明らかなように、長日条件下では、圃場(自然日長)条件下での早生固定系統、分離系統、晩生固定系統はそれぞれ到穂日数の短い固定系統、分離系統、到穂日数の長い固定系統となり、到穂日数に大きな系統間差異を生じた。これに対して、Table 20に示すように短日条件下では、3系統群間の到穂日数の差は極めて小さく、“晩生固定系統”の到穂日数の方が“早生固定系統”よりも到穂日数が小さくなる傾向が認められた。これらの結果から、晩生遺伝子Vは作用力の強い感光性遺伝子であると同時に、基本栄養生長性を若干減少させる作用を有する遺伝子であると考えられる。

(2) Ef-1を持たないT系統とEG系統の組合せ

Fig. 12は、Ef-1を持たないT系統T65(台中65号)とEG 4、EG 5、EG 6およびEG 7との交雑F₂における出穂日の頻度分布を、Fig. 11と同様の方法で示したものである。Fig. 12で明らかなように、T65とEG系統と交雑では、Ef-1を持つ前述の3系統(T65Ef-2、T65E^aおよびT65E^b)の場合とは異なり、EG 4、EG 5およびEG 6との組合せだけでなくEG 7との組合せにおいても早晩両方向に超越分離が生じた。このことは、T65がEG 7にない晩生遺伝子を持つことを意味し

Table 18. Frequency distributions of heading date under natural condition in representative F_3 lines (EG 7 \times T65Ef-2)

Parent and F ₃ line ¹⁾	Genotypes ²⁾ of parent and F ₂ plant	Heading date of F ₃ plants (1987)																			No. of F ₃ lines Total observed ³⁾			
		Aug.										Sep.												
		12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19			
EG 7	V V																		7	3	1	14	52	
T65Ef-2	v v			1	9	7	15	12	6														50	
FF 4					6	9	5	4															24	
9	v v			2	7	5	6	3	2														25	15
12				1	4	6	8	2	1														22	
19					2		1						3	2	2	3	6	2					21	
22	V v		1	1	3	2	1				1	1	4	2			8	1					25	26
38				1	2		1									10	4	1			4	3	26	
42																	8	7	6	2			23	
46	V V																4	15	7				26	19
56																	3	14	7	1	1		26	
Total																								60

1) FF 1~FF60 = F_3 lines

2) V and v are late and early alleles of V loci, respectively (See the text).

3) $v v : V v : V V = 15:26:19$, $\chi^2(1:2:1) = 1.600$ $0.50 > P > 0.25$

Table 19. Frequency distributions of number of days to heading under 14 hour day-length in representative F_3 lines (EG 7 \times T65EF-2).

Parent and F_3 line	Genotypes of parent and F_2 plant	No. of days to heading																							Total						
		52	54	56	58	60	62	64	66	68	70	72	74	76	78	80	82	84	86	88	90	92	94	96	98	100	102	104	106	108	
EG 7	V V																					1		1	1	4	2	1			10
T65Ef-2	v v				1	3	1	4	1																						10
FF 4			4	5				1																							10
9	v v		1	4	1	3		1																							10
12			4	1	2	1	2																								10
19						1		1			1	1	1		1	3		1													10
22	V v					1					1		4	1			1	1	1												10
38			1								2		2	2								1									8
42																		3	3	1									2	1	10
46	V V																	4	4		1		1								10
56																		1			2	2		2			2	1			10

ている。この晩生遺伝子は、前述のように *Ef-1* を持つ 3 系統と EG 7 との組合せで超越分離が生じなかったこと (Fig. 11) から、 E_1 、 E_2 、 E_3 あるいは前記の不完全優性晩生遺伝子 *V* のいずれでもないと思われる。このことと、T65が *Ef-1* 座の晩生遺伝子 *ef-1* を持つことを併せ考えると、EG 7 × T65で生じた超越分離は *Ef-1* 座の遺伝子の分離によるとみるのが妥当である。

なお、*Ef-1* を持つ 3 系統 (T65Ef-2、T65E^a、T65E^b) と EG 系統との組合せで生じた分離 (Fig. 11) が、 E_1 、 E_2 、 E_3 および晩生遺伝子 *V* の 4 遺伝子によってすべて説明できたこと、換言すれば *Ef-1* の分離が認めれなかったことから、EG 系統はいずれも *Ef-1* を持つと考えられる。

上述の結果から、T65は *ef-1* の外に、 E_1 、 E_2 、 E_3 のすべてと不完全優性晩生遺伝子 (*V*) 座の早生対立遺伝子 (*v*) を持つと推定されたので、T65の *Ef-1* 座以外の遺伝子座に関する遺伝子型は、前項の 3 つの T 系統と同じく $E_1E_1E_2E_2E_3E_3vv$ であると仮定した。既述のように EG 系統はすべて晩生遺伝子 *V* および

Table 20 . Frequency distributions of number of days to heading under 10 hour day-length in representative F₃ lines (EG 7 × T65Ef-2).

Parent and F ₃ line	Genotypes of parent and F ₂ plant	No. of days to heading(1987)							Total
		38	40	42	44	46	48		
EG 7	VV	7	3					10	
T65Ef-2	vv					6	4	10	
FF 4					4	6		10	
9	vv				7	3		10	
12					8	2		10	
19		2	5		3			10	
22	Vv	1	5	2	2			10	
38		3	4	2	1			10	
42		4	5	1				10	
46	VV	1	6	3				10	
56		2	8					10	

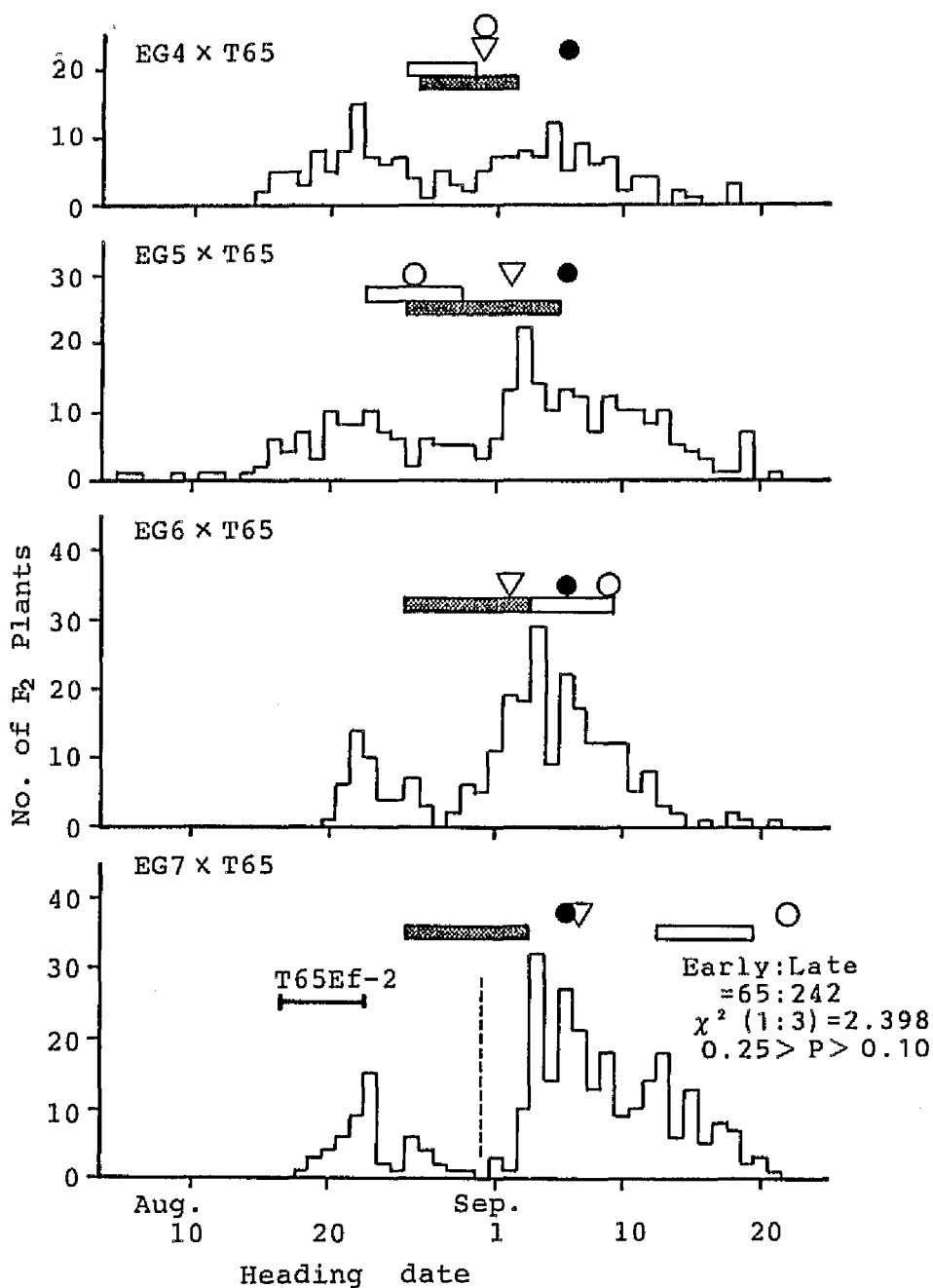


Fig.12. Frequency distributions of heading date in F_2 populations (EG lines \times T65).

▨, : Ranges of heading date of T65 (▨) and EG line () in 1986.
 ●, ○, ▽ : Mean heading date of T lines (●), EG line (○) and F_1 (▽) in 1982.

早生遺伝子 $Ef-1$ を持つとみられるので、この仮定が正しければT65をEG 7との交雑後代には V 、 $Ef-1$ 両遺伝子に関する分離が生じるはずである。そこで、上記の仮定を確認するため、EG 7 \times T65の組合せについて F_3 による後代検定を行った。Table 21は代表的な F_3 系統について、出穂日の頻度分布を示したものである。Table 21から明らかなように、 F_3 系統は大きく早生型、分離型、晩生型の3系統群に分けることができた。3系統群はそれぞれさらにいくつかの系統群から成っていて、早生型系統群の中には早生親より明らかに早生の系統が、また晩生型系統群の中には晩生親より明らかに晩生の系統が認められた。前者における系統群分離（早生型系統：分離型系統：晩生型系統）は14：33：13で1遺伝子の期待分離比1：2：1に適合し、後者における各系統群内分離も1遺伝子が分離する場合の期待分離比に適合した。この結果は、EG 7 \times T65の後代には2遺伝子の分離が生じること、したがって F_2 で行ったT65の遺伝子型に関する推定は妥当であることを示している。なお、Table 18に示した V 遺伝子に関する分離の状況と対比することにより、Table 21に示したように本組合せで認められた系統群間分離は V の分離、系統群内分離は $Ef-1$ の分離によるものと判断できる。

2. $m-Ef-1$ 座と E_1 、 E_2 、 E_3 座との関係

Fig. 13はT65E^a_mおよびT65E^b_mとEG 5 ($e_1e_1E_2E_2E_3E_3VV$) およびEG 7 ($E_1E_1E_2E_2E_3E_3VV$) との交雑 F_2 における出穂日の頻度分布をFig. 11と同様の方法で示したものである。

Fig. 13で明らかなように、両T系統とEG 5との組合せでは明瞭な超越分離が認められず、このため両T系統はEG 5が持つ3晩生遺伝子（ E_2 、 E_3 、 V ）の外には晩生遺伝子を持たないと考えられた。また、両T系統とEG 7との組合せでは早生型：晩生型が2遺伝子分離の場合の期待比7：9に分離し、このため両T系統はEG 7が持つ晩生遺伝子の中の2個を持たないと考えられた。この2個のうち1個は、上記EG 5との組合せで両T系統は E_1 を持たないと判断できたことから、 E_1 であると考えられる。残りの1個は、T65E^aおよびT65E^bとEG 7との組合せで分離した V (Fig. 11) であると考えられる。その根拠は、もしこの1個が V とは異なる遺伝子であったとすると、T65E^a-_mとT65E^b-_mはともに V を持

Table 21. Frequency distributions of heading date under natural condition in representative F_3 lines (EG7×Taichung 65).

Parent and F ₃ line ¹⁾	Genotypes of parent and F ₂ plants				Heading date of F ₃ plants(1986)																	No. of F ₃ lines observed	
					Aug.							Sep.											
					18	20	22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19		
EG 7	V V	Ef-I	Ef-I											2	19	19	9	3		52	-		
T65	v v	ef-I	ef-I					1	18	20	7	1								47	-		
SF10		Ef-I	Ef-I	13	8	2	1													24	5		
7	v v	Ef-I	ef-I	2	9	4	4	5	3											27	7 14		
6		ef-I	ef-I			2	10	10	1											23	2		
8		Ef-I	Ef-I	5	3	1				4	1	1	2	2	2	1				22	7		
13	V v	Ef-I	ef-I	1	1	6					1	3	4	3	1	2		1	2	1	26	18 33	
31		ef-I	ef-I					4	1	2			1	5	6		2	3	1	1	26	8	
54		Ef-I	Ef-I											3	13	7	1			24	3		
40	V V	Ef-I	ef-I											5	6	7	2	3	1	1	25	8 13	
22		ef-I	ef-I														4	5	8	3	20	2	
Total																					60		
<i>v v</i> : <i>V v</i> : <i>V V</i> = 14:33:13, $\chi^2(1:2:1)=0.633$, 0.75>P>0.50																							
<i>Ef-I Ef-I</i> : <i>Ef-I ef-I</i> : <i>ef-I ef-I</i> = 15 : 33 : 12, $\chi^2(1:2:1)=0.900$, 0.75>P>0.50																							
Independence between <i>V</i> and <i>Ef-I</i> , $\chi^2=1.681$, 0.90>P>0.75																							
1) SF 1~SF60 = F ₃ lines																							

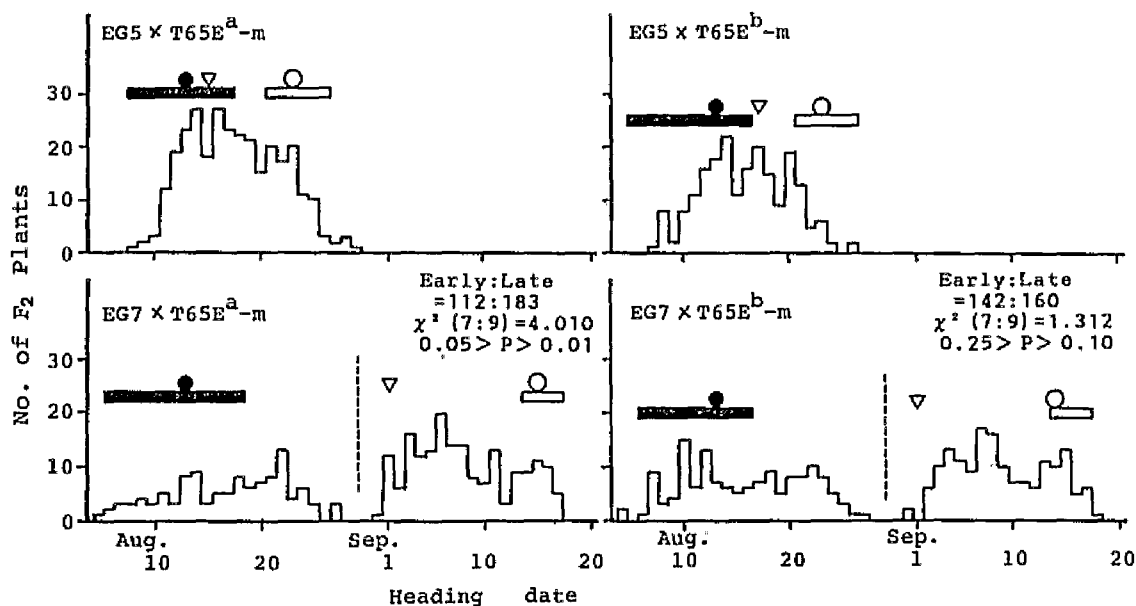


Fig.13. Frequency distributions of heading date in F₂ populations (EG lines x T65E^a-m and T65E^b-m).
 ■, □ : Ranges of heading date of T lines (■) and EG line (□) in 1987.
 ●, ○, ▽ : Mean heading date of T lines (●), EG line (○) and F₁ (▽) in 1986.

つことになり、本来 *m-Ef-1* 座の遺伝子だけが異なる T65E^a と T65E^{b-m} あるいは T65E^b と T65E^{b-m} が *m-Ef-1* 座以外の 2 遺伝子座 (E_1 , V) についても差異を持つことになるからである。以上のことを考慮し、T65E^{a-m} および T65E^{b-m} の *Ef-1* 座および *m-Ef-1* 座以外の遺伝子座に関する遺伝子型は $e_1e_1E_2E_2E_3E_3 \ v \ v$ であると仮定したところ、EG 5 および EG 7 との組合せばかりでなく、残りの EG 系統との組合せについても得られた結果を矛盾なく説明することができた。

この仮定の適否を確かめるため、T65E^{b-m} と EG 5 および EG 7 の両組合せを選んで F₃ における後代検定を実施した。もし仮定が正しければ、前者では V 遺伝子の分離が、後者では E_1 と V 2 遺伝子の分離が確認されるはずである。

Table 22 および Table 23 は、それぞれ EG 5 × T65E^{b-m} および EG 7 × T65E^{b-m} の代表的な F₃ 系統について出穂日に関する頻度分布をその F₂ 親個体の推定遺伝子型とともに示したものである。まず、EG 5 × T65E^{b-m} では、F₃ 系統は T65E^{b-m} 型早生系統、分離系統、EG 5 型晩生系統の 3 系統群に分けることができた。その分離比は 1 遺伝子の期待分離比 1 : 2 : 1 に必ずしも適合していないが、これは供試 F₂ 個体の抽出が機会的に偏ったためと考えられるので、観察された分離は V の分離によるとみることができる。なお、各系統群内には V の分離だけでは説明できない分離も認められた。前述の T65Ef-2 と EG 7 との組合せではこのような分離がほとんど認められなかった (Table 18) ことから、この分離は、T65E^{b-m} の育成に使用された台中 65 号 (台湾の栽培品種) が T65Ef-2 の育成に使用された台中 65 号 (琉球大学保存) とは若干異なる遺伝的背景を持つ (TSAI 1986b) ために生じたものと推察される。次に、EG 7 × T65E^{b-m} では、 E_1 と V の 2 遺伝子の分離によって F₂ に出現が期待される 9 種類の出穂期遺伝子型 $v \ v \ e_1e_1$ 、 $v \ v \ E_1e_1$ 、 $v \ v \ E_1E_1$ 、 $V \ v \ e_1e_1$ 、 $V \ v \ E_1e_1$ 、 $V \ v \ E_1E_1$ 、 $V \ V \ e_1e_1$ 、 $V \ V \ E_1e_1$ および $V \ V \ E_1E_1$ それぞれに対応する F₃ 系統がほぼ期待比どおりに観察された。

以上のように、*m-Ef-1* を持たない T 系統 (T65Ef-2、T65E^a、T65E^b および T65) はいずれも $E_1E_1E_2E_2E_3E_3 \ v \ v$ 、また *m-Ef-1* を持つ T 系統 (T65E^{a-m} および T65E^{b-m}) はともに $e_1e_1E_2E_2E_3E_3 \ v \ v$ の遺伝子型を持つこと、並びに T65E^{a-m} および T65E^{b-m} と T65E^a および T65E^b との違いは E_1 座の遺伝子型だけであること

Table 22. Frequency distributions of heading date under natural condition in representative F_3 lines (EG5 \times T65E^b-m)

Parent and F ₃ line ¹⁾	Genotypes of parent and F ₂ plant	Heading date of F ₃ plants (1988)												Total	No. of F ₃ lines observed ²⁾
		Aug.													
		8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30		
EG 5	V V								2	19	5			26	
T65E ^b -m	v v		15	10	2									27	
IF27	v v	13	11	2										26	23
22			2	9	11	2								24	
25	V v	5	4	6	2	3	1	3	1	1		1		27	27
44			1	1	1	1	1	3	9	3	3	1	2	26	
55	V V						4	4	1	10	5	3		27	10
58									1	5	15	4		25	
Total															60

1) IF 1 ~ IF60 = F_3 lines

2) v v : V v : V V = 23:27:10, $\chi^2 = 6.233$, $0.05 > P > 0.01$

Table 23. Frequency distributions of heading date under natural condition in representative F_3 lines(EG7 \times T65E^b-m)

Parent and F_3 line ¹⁾	Genotypes of parent and F_2 plant	Heading date of F_3 plants(1988)																				No.of F_3 lines observed				
		Aug.										Sep.														
		6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	Total	
EG7	$V V E_1 E_1$																				3	18	6	27		
T65E ^b -m	$v v e_1 e_1$			16	21	10	6	1																	54	
IF 62	$e_1 e_1$	1	6	14	5	1																			27	4
69	$v v E_1 e_1$			3	7	7	3	3	2		1														26	7 13
73	$E_1 E_1$				2	9	12	2	1																26	2
81	$e_1 e_1$		7	2					3	4	5	4	1												26	12
108	$V v E_1 e_1$	1	1	4		1		1	1	2	3		2			1	3	1		1			1	1	24	19 38
117	$E_1 E_1$				2	2	1	1												3	4	5	5	1	24	7
88	$e_1 e_1$										7	13	6	1											27	1
110	$V V E_1 e_1$									2	3					2	10	1	1		1	4	3		27	7 9
118	$E_1 E_1$																			1	1	8	14	1	25	1
Total																										60

$v v : V v : V V = 13:38:9$, $\chi^2=4.800$, $0.10 > P > 0.05$

$e_1 e_1 : E_1 e_1 : E_1 E_1 = 17:33:10$, $\chi^2=2.233$, $0.50 > P > 0.25$

Independence between V and E_1 , $\chi^2=2.403$, $0.75 > P > 0.50$

1) IF61 ~ IF120 = F_3 lines

が明らかになった。一方、 TSAI (1970) は、 T65E^a-m と T65E^a および T65E^b-m と T65E^b との違いは *m-Ef-1* 座の遺伝子だけであって、それぞれ前者は *m-Ef-1* 座の早生遺伝子 *m-Ef-1* を、後者は晩生遺伝子 *m-Ef-1* としている。したがって、ここでもし、 *e₁* と *m-Ef-1* が異なる早生遺伝子であるとする、 T65E^a-m も T65E^b-m も 2 個の早生遺伝子 *e₁* および *m-Ef-1* を持つことになり、本実験の結果および TSAI (1970) の結果と矛盾する。このことから、 *m-Ef-1* は *e₁* と同じ遺伝子であり、 *m-Ef-1* 座は *E₁* 座と同一の遺伝子座であると結論される。

Table 24 は、本実験の分析結果を、一部既報の結果 (TSAI and OKA 1970、 TSAI 1976) を交えて、とりまとめたものである。

Table 24. Genotypes of seven EG lines and six T lines
(Taichung 65 and its five isogenic lines)
identified by the present analysis

EG Line and T Line	Genotype ¹⁾								
EG 1	<i>E₁ E₁</i>	<i>e₂ e₂</i>	<i>e₃ e₃</i>	<i>Ef -1</i>	<i>Ef -1</i>	<i>V V</i>			
EG 2	<i>e₁ e₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>e₃ e₃</i>	<i>Ef -1</i>	<i>Ef -1</i>	<i>V V</i>			
EG 3	<i>e₁ e₁</i>	<i>e₂ e₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>Ef -1</i>	<i>Ef -1</i>	<i>V V</i>			
EG 4	<i>E₁ E₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>e₃ e₃</i>	<i>Ef -1</i>	<i>Ef -1</i>	<i>V V</i>			
EG 5	<i>e₁ e₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>Ef -1</i>	<i>Ef -1</i>	<i>V V</i>			
EG 6	<i>E₁ E₁</i>	<i>e₂ e₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>Ef -1</i>	<i>Ef -1</i>	<i>V V</i>			
EG 7	<i>E₁ E₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>Ef -1</i>	<i>Ef -1</i>	<i>V V</i>			
T65 (Taichung 65)	<i>E₁ E₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>ef -1</i>	<i>ef -1</i>	<i>v v</i>			
T65Ef-2	<i>E₁ E₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>Ef -1</i> ²	<i>Ef -1</i> ²	<i>v v</i>			
T65E ^a	<i>E₁ E₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>Ef -1</i> ^a	<i>Ef -1</i> ^a	<i>v v</i>			
T65E ^b	<i>E₁ E₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>Ef -1</i> ^b	<i>Ef -1</i> ^b	<i>v v</i>			
T65E ^a -m	<i>e₁ e₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>Ef -1</i> ^a	<i>Ef -1</i> ^a	<i>v v</i>			
T65E ^b -m	<i>e₁ e₁</i>	<i>E₂ E₂</i>	<i>E₃ E₃</i>	<i>Ef -1</i> ^b	<i>Ef -1</i> ^b	<i>v v</i>			

- 1) *Ef -1* has the same function as those of *Ef -1*², *Ef -1*^a and *Ef -1*^b, which are almost equal to each other.
V and *v* are tentatively designated late- and early-heading alleles, respectively, of the locus which was newly found in this study.

第4節 論 議

本実験の結果、*Ef-1*座は*E₁*、*E₂*および*E₃*座とは異なる遺伝子座であり、*m-Ef-1*座は*E₁*座と同一の遺伝子座であること、EG系統はすべて*Ef-1*座の早生遺伝子(*Ef-1*)と本実験で新たに検出された晩生遺伝子座(仮称*V*座)の晩生遺伝子(*V*)を持つこと、および供試したT系統(台中65号とその早生同質遺伝子系統)はすべて晩生遺伝子*E₂*、*E₃*と*V*座の早生遺伝子(*v*)を持つことが明らかになり、遺伝子および遺伝子型に関するT、EG両系統間の関係が解明された。

EG系統を用いて日本の水稻品種の出穂期に関する遺伝子分析を実施したところ、西南暖地の代表的な品種からは*E₁*、*E₂*、*E₃*以外の晩生遺伝子の分離は検出されなかった(第1章)。この事実は、これらの品種がいずれも早生遺伝子*Ef-1*を持つことを示しており、またこのことから、西南暖地品種は少なくともその大部分が*Ef-1*を持つと考えられる。これに対して東北・北陸地域の代表的な品種からは、*E₁*、*E₂*、*E₃*以外の晩生遺伝子を持つものと持たないものとが見出された(第2章)。このため*Ef-1*の存否に関する明確な推論はまだ困難ではあるが、少なくとも*Ef-1*が東北・北陸地域の品種の中にも広く分布していることは容易に推察される。この推察は、佐藤・林(1988)および佐藤(1988)の、*Ef-1*は日本品種に広く分布しているとする報告と矛盾しない。*Ef-1*座が現在台湾の水稻品種の中でどのような役割を果たしているか未解明であるが、上記の事実から、この遺伝子座は、少なくとも日本の水稻品種においては、出穂特性を決定している重要な遺伝子座の1つではないかと考えられる。

本実験で、EG系統が共通して作用力の強い晩生遺伝子(*V*)を持つことが新たに見出された。EG系統の成立系譜からみて、西南暖地品種にはこの遺伝子を持つものが多いと考えられる。これに対して東北・北陸地域の品種については、EG系統が持たない*Se*座の早生遺伝子*Se^e*(*Im^e*: 横尾・菊地 1977)その他作用力の強い早生遺伝子が複数個見出されている(第2章)ものの、これら早生遺伝子と*V*座の早生遺伝子(*v*)との異同関係が未解明であるため、*V*の存否を推論するのはまだ困難である。

いずれにしても、本実験で見出された早生遺伝子*v*は感光性を減少させ基本栄養生長性を増大させるとみられるが、*v*のこの特性は、台湾で栽培される日

本型品種（蓬萊品種）は日本品種に比べて感光性が弱く基本栄養生長性が大きい、としたSAKAMOTO and TORIYAMA (1967) の観察結果と良く対応している。このことは、V座が日本品種群と蓬萊品種群への分化に大きな役割を果たしたことを示唆しているように思われるが、この点を確認するためには、台中65号以外の蓬萊品種についてもV座の遺伝子型を分析することが必要であろう。

第5節 摘 要

代表的な蓬萊品種（台湾の日本型栽培品種）である台中65号には、早生遺伝子 $Ef-1$ および $m-Ef-1$ を導入して作出された早生同質遺伝子系統がある。これら2早生遺伝子および E_1 、 E_2 、 E_3 3 遺伝子と蓬萊品種および日本品種の出穂特性との関係を明らかにすることは、日本品種と蓬萊品種の出穂特性の遺伝的差異を解明する上で重要と考えられる。この観点より、晩生遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 に関して遺伝子型を異にする7系統（EG系統）と早生遺伝子 $Ef-1$ および $m-Ef-1$ に関して遺伝子型を異にする6系統（T系統、台中65号を含む）との間で交雑を行い、得られた F_2 および F_3 を用いて、出穂日に関する分離分析を行った。分析の結果は以下のとおりである。

(1) $Ef-1$ の有無とは関係なく、 $m-Ef-1$ を持たないT系統（4系統、台中65号を含む）は E_1 、 E_2 、 E_3 に関する遺伝子型が $E_1 E_1 E_2 E_2 E_3 E_3$ 、 $m-Ef-1$ を持つT系統（2系統）は $e_1 e_1 E_2 E_2 E_3 E_3$ である。

(2) T系統（6系統）はすべて、全EG系統が持つ未知の晩生遺伝子（仮記号V）の早生対立遺伝子（ v ）を持ち、EG系統はすべて $Ef-1$ を持つ。

以上のことから、 $Ef-1$ は E_1 、 E_2 および E_3 とは座を異にする遺伝子であること、および $m-Ef-1$ は E_1 と同一座の遺伝子であって $m-Ef-1^+ = E_1$ 、 $m-Ef-1 = e_1$ であることが明らかになった。本実験結果と、第1章、第2章から、 $Ef-1$ は日本品種に広く存在する遺伝子であることが示唆された。また、晩生遺伝子Vは、感光性を増大させ、基本栄養生長性を減少させる性質を持つことから、我が国品種と蓬萊品種の出穂特性の分化に関与する遺伝子と考えられた。

序 説

第1編に示した遺伝子分析の経過からも明らかなように、出穂期遺伝子の分析を進めるためには、分析過程で検出された遺伝子を、既検出遺伝子との対立性検定を通じて逐次同定する必要がある。一般に遺伝子の対立性検定は、分析対象遺伝子を持つ系統と既検出遺伝子に関する遺伝子型が既知の系統との交雑後代について当該形質の分離を分析し、分析対象遺伝子と既検出遺伝子との同座性あるいは異座性を明らかにすることによって行うが、出穂期のように関与する遺伝子座が多い形質にあっては、分析が進むにつれて必要な交雑組合せの数が急速に増加し、多大の労力が必要となるため、検定の効率化を図ることが極めて重要な課題となる。検定の効率化には、既検出遺伝子の特定標識遺伝子との連鎖価すなわち遺伝子地図上の位置を解明し、ついでこの標識遺伝子と分析対象遺伝子との連鎖関係を明らかにして、分析対象遺伝子と既検出遺伝子の異同を確認するのが有効と考えられる。しかしこれまでのところ、遺伝子地図上の位置が確かめられている出穂期遺伝子は*Ef-1* (SATO *et. al* 1988) と *Se*^e (YOKOO and FUJIMAKI 1971) の2遺伝子のみで、本研究で基本的検定系統として用いているEG系統の遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 については未解明である。

以上の観点より、連鎖分析の手法を用いて E_1 、 E_2 、 E_3 3遺伝子の遺伝子地図上の位置の同定を試みた。本編はその結果を1章にまとめて述べたものである。

第4章 遺伝子の位置

第1節 緒言

序説に述べたように、既知の5つの出穂期遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 、 $Ef-1$ および Se^e のうち、 $Ef-1$ および Se^e は遺伝子地図上の位置が判明しているが、他の3遺伝子については正確な位置が未解明である。3遺伝子 E_1 、 E_2 および E_3 は我が国品種に広く分布し、品種の出穂期を決定する重要な役割を果たしている（第1編）ので、我が国品種の出穂期に関する遺伝子分析を効率化するためには、これら3遺伝子と密接に連鎖する標識遺伝子を用いた間接的な対立性検定法の確立が極めて重要である。

以上の観点より、本研究では当初3遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 すべてを対象とする分析を試みたが、 E_2 は作用力が小さいため特定の交雑組合せ（例えば、EG6型品種・系統×EG7型品種・系統）を用いない限り、その分離を分析するのが困難である。そのため本研究では、3遺伝子のうち比較的作用力の大きい E_1 および E_3 にまず着目し、標識遺伝子との連鎖分析（実験1）および座乗染色体に関するトリソミック分析（実験2）を行って、両遺伝子の位置を探索した。本章はその結果を述べたものである。

第2節 材料および方法

実験1. 標識遺伝子との連鎖

標識遺伝子を持つ多数の系統の中から、出穂期がEG3、EG4およびEG6にほぼ等しく、したがって出穂期に関する遺伝子型がそれぞれ $e_1e_1e_2e_2E_3E_3$ （EG3型）、 $E_1E_1E_2E_2e_3e_3$ （EG4型）および $E_1E_1e_2e_2E_3E_3$ （EG6型）であると期待される10系統を選んで供試した。Table 25はこれら供試標識遺伝子系統を、それぞれが持つ標識遺伝子並びにその座乗染色体とともに示したものである。

EG3型とEG6型の各標識遺伝子系統にはEG1、EG3およびEG6を、またEG4型の各標識遺伝子系統にはEG1とEG2を交雑し、各系統が期待どおりの遺伝子型を持つか否かを F_2 における分離分析によって調べた。Table 25に示した出穂

Table 25 Twelve maker-lines and their estimated genotype for heading-time genes.

Line	Maker gene			Estimated genotype for heading-time ¹⁾
	Symbol	Chromosome	Site	
T 41	<i>lax</i>	1	29	EG6-type
T 42	<i>tri</i>	2	12	EG3-type
T 43	<i>eg</i>	1	16	EG6-type
T 44	<i>ri</i>	5	82	EG6-type
T 45	<i>bc-1</i>	3	76	EG6-type
T 47	<i>gh-2</i>	2	159	EG6-type
T 48	<i>dl</i>	3	132	EG6-type
TE 12	<i>g-1</i>	7	6	EG4-type
TH 3	<i>la</i>	11	55	EG4-type
KL206	<i>spl-8</i>	5	48	EG6-type

1) EG3-type: $e_1 e_1 e_2 e_2 E_3 E_3$, EG4-type: $E_1 E_1 E_2 E_2 e_3 e_3$,
EG6-type: $E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$

期に関する遺伝子型はその結果に基づくものであって、いずれの系統も期待どおりの遺伝子型を持つことが確認された。

上記の交雑は、すべてEG系統を母本、標識遺伝子系統を父本として行い、 F_1 種子が得られなかった3組合せ（EG1×T41、EG6×T44、EG6×KL206）を除く25組合せの交雑 F_2 を供試した。 F_2 の栽植年次は組合せによって異なり、TE12およびTH3を父本とする交雑 F_2 は1984年、T44およびKL206を父本とする交雑 F_2 は1989年、T41、T42、T43、T45、T47およびT48を父本とする交雑 F_2 は1990年に栽植した。各年次の播種日と移植日は、1984年が5月17日と7月4日、1986年が5月15日と6月27日、1990年が5月10日と6月26日、また、本圃における栽植方法および施肥量は第1章と同じである。供試 F_2 個体数は組合せ当たり115～585個体で、各組合せとも両親を25個体ずつ雑種集団に隣接するように栽植し、全個体の出穂日と標識形質の有無を調査した。

実験2. 座乗染色体

第1章で示したように、金南風は $E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$ 、日本晴は $E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$ の遺

伝子型を持つ。したがって、適当な遺伝子型のEG系統を選んでこれらと交雑すれば E_1 または E_3 遺伝子だけの分離が観察できる。この考え方にに基づき、品種金南風のトリソミック系統（KT系統）と日本晴のトリソミック系統（NT系統）を用いて E_1 および E_3 遺伝子の座乗染色体の解明をはかった。

まず、 E_1 の座乗染色体の探索は、8種類のKT系統（過剰染色体はそれぞれ4、5、6、8、9、10、11、12）を母本としEG3（ $e_1e_1e_2e_2E_3E_3$ ）を父本とする8組合せ、および6種類のNT系統（過剰染色体はそれぞれ5、7、9、10、11、12）を母本とし日本晴×EG3の交雑後代から作出した系統（IG28： $e_1e_1e_2e_2e_3e_3$ ）を父本とする6組合せの交雑後代を用いて行った。また、 E_3 の座乗染色体の探索は、6種類のKT系統（過剰染色体はそれぞれ4、5、6、9、10、11）を母本としEG1（ $E_1E_1e_2e_2e_3e_3$ ）を父本とする6組合せの交雑後代を用いて行った。KT系統、NT系統いずれについても、染色体1、2、3を過剰に持つトリソミック系統とEG系統との交雑では F_1 個体を作出することができなかった。

これら20組合せの交雑 F_1 の中から、トリソミック F_1 個体を選び次代 F_2 を育成した。KT系統とEG1との交雑 F_2 および染色体9、10、11、12を過剰に持つKT系統とEG3との交雑 F_2 は1986年、染色体5を過剰に持つKT系統とEG3との交雑 F_2 は1987年、それ以外の組合せの交雑 F_2 は1990年に栽植した。播種日と移植日は1986年と1987年がどちらも5月16日と6月26日で、1990年が5月10日と6月26日、本圃における栽植方法および施肥量は第1章と同じである。供試 F_2 個体数は組合せ当たり260～874個体で、各組合せとも母本のEG系統と父本のトリソミック系統の原品種（金南風または日本晴）を25～50個体ずつ雑種集団に隣接するように栽植し、全供試個体の出穂日を調査した。また、全 F_2 個体を形態的特徴によってダイソミック F_2 個体とトリソミック F_2 個体に分類した。

第3節 結 果

（1） 標識遺伝子との連鎖

Fig. 14は、EG系統と標識遺伝子系統との交雑 F_2 における出穂日の頻度分布を代表的な組合せ、すなわちEG3型系統のT42、EG4型系統のTH3およびEG6型

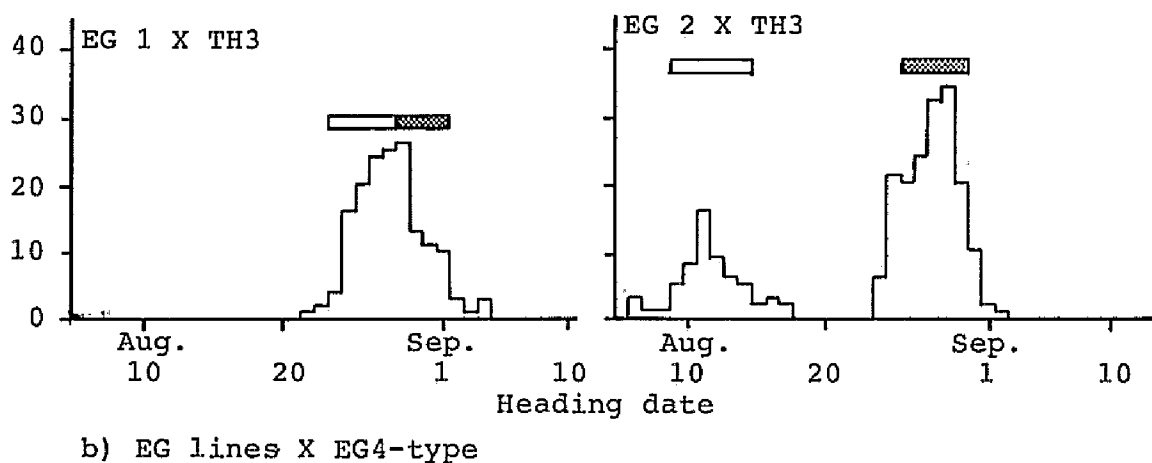
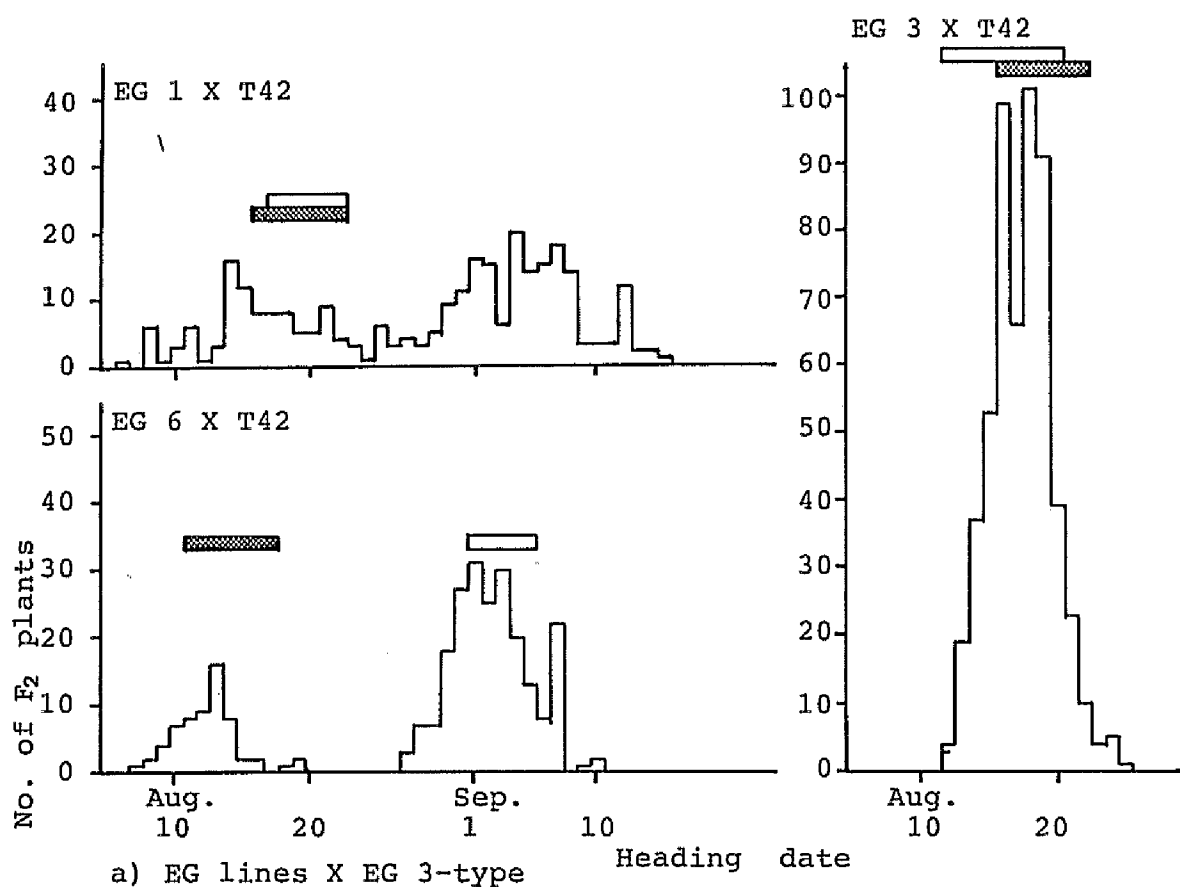
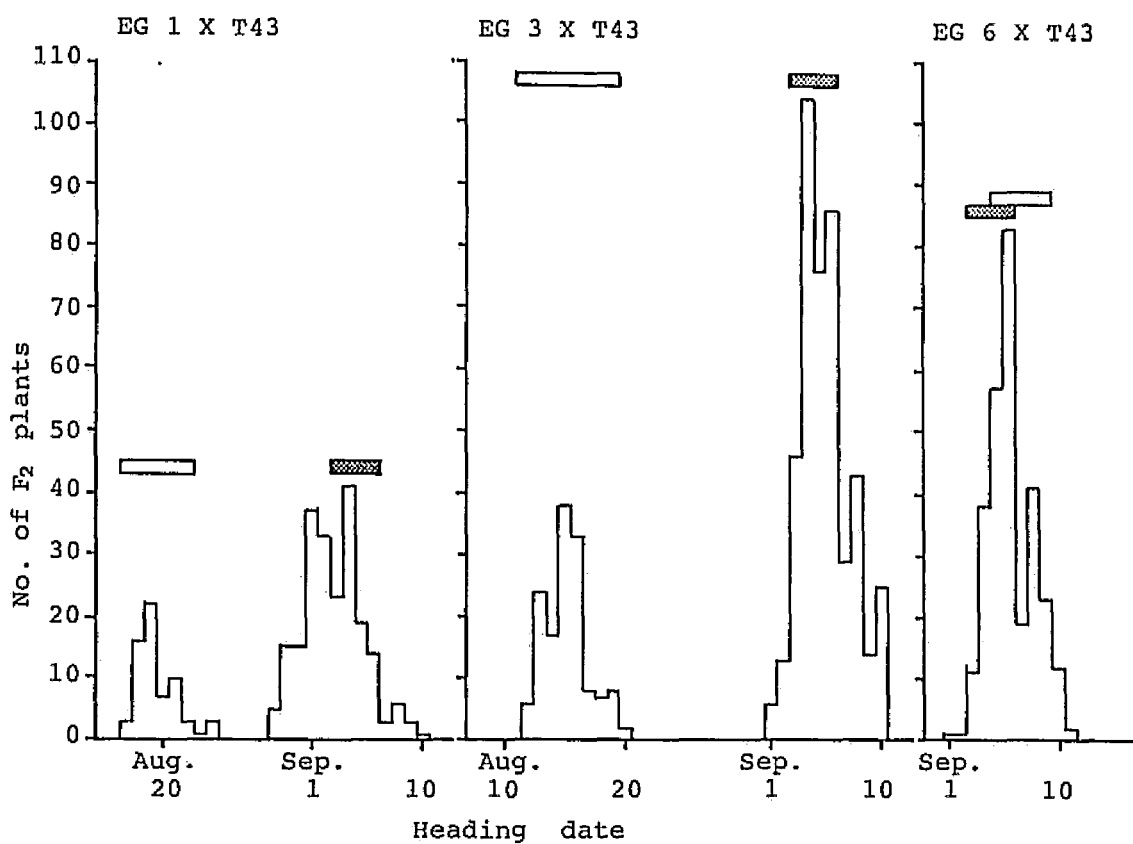


Fig.14. Frequency distributions of heading date in F_2 populations (EG lines X T42, TH3 and T43).
 ■, □ : Ranges of heading date of maker line and EG line, respectively



c) EG lines X EG6-type

Fig.14.(continued)

系統のT43をそれぞれ父本とする交雑組合せを用いて例示したものである。まず、EG3型のT42は、EG3との組合せでは出穂期の分離を示さず、EG1との組合せでは早生型：晩生型を7：9に、EG6との組合せではT42型（早生型）：EG6型（晩生型）を1：3に分離した（Fig. 14a）。このことから、T42の遺伝子型は $e_1e_1e_2e_2E_3E_3$ であり、EG1との組合せにおける分離は E_1 と E_3 2遺伝子の分離、EG6との組合せにおける分離は E_1 1遺伝子の分離によるものであると結論できた。つぎに、EG4型の2系統は、TH3を父本とする組合せ（Fig. 14b）にみられるように、EG1およびEG2との組合せで超越分離を示さなかったので、 E_1 および E_2 以外の晩生遺伝子は持たないと考えられた。EG1との組合せで連続分布を示したのは作用力の弱い E_2 の分離、EG2との組合せでEG2型（早生型）：標識遺伝子系統型（晩生型）を1：3に分離したのは作用力の強い E_1 の分離によるとみることができる。これらのことから、2系統の遺伝子型は $E_1E_1E_2E_2e_3e_3$ であると結論できた。さらに、EG6型のT41、T43、T44、T45、T47、T48およびKL206計7系統のうち、EG6との交雑 F_2 が得られなかったT44とKL206を除く5系統は、Fig. 14cにT43の場合を用いて例示したように、EG6との組合せでは全く分離が認められなかった。このことから、これら5系統の主働遺伝子に関する遺伝子型はEG6に等しく、 E_1 、 E_3 以外の晩生遺伝子は持たないと考えられた。また、これら5系統とEG1およびEG3との組合せにおいては、どちらの組合せにおいても超越分離が認められず、前者ではEG1型（早生型）：中間親型+標識遺伝子系統型（晩生型）が1：3、後者ではEG3型（早生型）：中間親型+標識遺伝子系統型（晩生型）が1：3に分離し、前者の分離は E_3 、後者の分離は E_1 によるものと考えられた。これらのことから、5系統の遺伝子型は $E_1E_1e_2e_2E_3E_3$ であると結論できた。T44およびKL206の2系統は、上記のようにEG6との組合せを供試することができなかったが、EG1およびEG3との組合せにおいて他のEG6型各系統と同様の分離を示したことから、遺伝子型も他のEG6型系統と同じく $E_1E_1e_2e_2E_3E_3$ であると結論できた。

以上のように、各標識遺伝子系統の出穂期に関する遺伝子型が判明し、 E_1 の分離はEG3型系統とEG6の組合せ、EG6型系統とEG3との組合せおよびEG4型系統とEG2との組合せにおいて、また E_3 の分離はEG6型系統とEG1との組合せにおいて、観察できることが確認できた。

Table 26およびTable 27は、それぞれ E_1 および E_3 遺伝子の分離の観察に適した組合せについて、出穂期遺伝子に関する分離と標識遺伝子に関する分離を、両者の独立性に関する検定の結果とともに示したものである。既に述べたように、どの組合せでも早生型と晩生型が1 : 3に分離しており、 E_1 または E_3 の1遺伝子の分離は明らかである。

まず、Table 26において E_1 遺伝子と標識遺伝子との連鎖関係をみることにする。標識遺伝子に関する分離は、期待分離頻度（標識遺伝子劣性ホモ型個体：正常型個体 = 1 : 3）に比べて、標識遺伝子ホモ型個体の出現頻度が低くなる場合が多いが、標識遺伝子の分離と出穂期の分離は、*spl-8*（斑点葉-8）に関する分離を除けば互いに独立である。*spl-8*の分離と出穂期に関する分離とは独立ではないが、これは早生個体群における斑点葉個体の出現頻度が極めて低いためであり、晩生個体群では斑点葉個体：正常個体の分離比は期待分離比1 : 3（47 : 166、 $\chi^2 = 0.978$ ）に適合している。*spl-8*遺伝子ホモ個体では出穂後まもなく葉身上に細かい斑点が生じるが、観察時期が遅くなると斑点の観察が困難になる。したがって、早生個体群において斑点葉個体の頻度が低いのは、早生個体群に分離出現する斑点葉個体の一部を正常個体と誤認したためである可能性が高い。以上のことから、 E_1 は上記10種類の標識遺伝子のいずれとも独立遺伝をすると考えられる。

次に、Table 27において、 E_3 遺伝子と6標識遺伝子との連鎖関係をみることにする。標識遺伝子に関する分離は、どの組合せでも期待分離比（標識遺伝子ホモ型：正常型 = 1 : 3）に適合しており、EG 1 × KL206の組合せの早生型個体群における*spl-8*の分離についても例外ではない。これは、早生型個体（ $E_1E_1e_2e_2e_3e_3$ 型個体）の出穂期が前述のEG 3 × KL206における早生型個体（ $e_1e_1e_2e_2E_3E_3$ 型個体）の出穂期より遅く、斑点葉個体の同定が比較的容易であったためである。連鎖関係を調査した6標識遺伝子のうち、*eg*、*gh-2*、*dl*、*ri*の4遺伝子は出穂期の分離とは独立の分離を示し、 E_3 はこれら4遺伝子とは独立遺伝をすると考えられる。*bc-1*（鎌不要-1）、*spl-8* 2遺伝子の分離は出穂期の分離と独立ではなく、標識遺伝子ホモ型個体の出現頻度は早生型個体群よりも晩生型個体群で高い。この結果は E_3 が*bc-1*あるいは*spl-8*と連鎖していることを示唆しており、また、観察結果に基づいて E_3 と*bc-1*および*spl-8*との

Table 26. Segregation for *E_i* and maker genes in the F₂ of the crosses between ten maker lines and EG lines (EG2, EG3, EG6).

Maker gene	Located chromo-some	Cross	No. of F ₂ plants				χ^2 -value		
			with marker (m)		without marker (+)		(No. of F ₂ plants observed)		
			early	late	early	late	early:late ¹⁾	m : + ¹⁾	Independence ²⁾
<i>eg</i>	1	EG3 × T43	25	53	118	389	0.096 (143:442)	42.467** (78:507)	2.820
<i>lax</i>	1	× T41	37	116	91	322	1.717 (128:438)	1.246 (153:413)	0.295
<i>tri</i>	2	EG6 × T42	10	34	52	181	1.012 (62:215)	12.276** (44:233)	0.025
<i>gh-2</i>	2	EG3 × T47	28	113	107	308	0.153 (135:421)	0.038 (141:415)	2.013
<i>bc-1</i>	3	× T45	39	98	100	346	0.417 (139:444)	0.700 (137:446)	2.110
<i>dl</i>	3	× T48	27	96	109	344	0.593 (136:440)	4.083* (123:453)	0.239
<i>spl-8</i>	5	× KL206	7	47	77	166	1.707 (84:213)	7.363** (54:243)	7.636**
<i>ri</i>	5	× T44	15	39	42	150	0.439 (57:189)	1.219 (54:192)	0.824
<i>g-1</i>	7	EG4 × TE12	6	14	26	69	0.490 (32: 83)	3.551* (20: 95)	0.057
<i>la</i>	11	EG4 × TH 3	11	34	50	137	0.206 (61:171)	3.885 (45:187)	0.098

1) Expected ratio is 1:3.

2) Test for the independent segregations of heading-date and marker character.

* and ** : Significant at 5% and 1% levels, respectively.

Table 27. Segregations for E_3 and maker genes in the F_2 of the crosses between six maker lines and EG1.

Maker gene	Located chromo-some	Cross	No. of F_2 plants				χ^2 -value		
			with marker (m)		without marker (+)		(No. of F_2 plants observed)		
			early	late	early	late	early:late ¹⁾	m : + ¹⁾	Independence ²⁾
<i>eg</i>	1	EG1 × T43	18	53	54	162	0.002 (72:215)	0.008 (71:216)	0.019
<i>gh-2</i>	2	× T47	20	64	47	172	1.348 (67:236)	1.198 (84:219)	2.013
<i>bc-1</i>	3	× T45	10	75	47	152	3.680 (57:227)	3.680 (85:199)	5.216*
<i>dl</i>	3	× T48	20	39	52	174	0.011 (72:213)	2.808 (59:226)	2.938
<i>spl-8</i>	5	× KL206	15	95	75	219	1.597 (90:314)	1.069 (110:294)	6.518*
<i>ri</i>	5	× T44	25	66	67	232	0.413 (92:298)	0.991 (91:299)	0.992

1) Expected ratio is 1:3.

2) Test for the independent segregation of heading-date and marker character.

* and ** : Significant at 5% and 1% levels, respectively.

連鎖価を算出する（最尤法）と、それぞれ $37.5 \pm 5.0\%$ および $39.0 \pm 4.2\%$ となる。しかし、*bc-1*と*spl-8*とは異なる染色体上に座乗する遺伝子であるから、少なくともどちらかの連鎖は見かけ上のものということになるばかりでなく、どちらかを連鎖の証明としてとりあげることもできない。

以上の結果が示すように、本実験における標識遺伝子との連鎖分析からは、*E₁*および*E₃*の属する連鎖群あるいは座乗する染色体を決定することはできなかった。

（２）座乗染色体

Fig. 15は、第10染色体を過剰に持つトリソミック系統の場合を例に挙げて、K T系統とEG 1 およびEG 3 との交雑F₂個体ならびにN T系統とIG28との交雑F₂個体の出穂日に関する頻度分布を、ダイソミック個体（2nの個体）とトリソミック個体（2n+1の個体）に分けて示したものである。図で明らかなように、どの組合せにおいても、またダイソミックF₂個体群、トリソミックF₂個体群いずれにおいても、早生型個体と晩生型個体の明瞭な2頂分布、すなわち*E₁*または*E₃*遺伝子に関する分離を観察することができた。

Table 28はK T系統×EG 3 およびN T系統×IG28のF₂について、またTable 29はK T系統×EG 1 のF₂について観察された早生型個体と晩生型個体を2nの個体と2n+1の個体に分けて示したものである。まず、全組合せについて、2nの個体および2n+1の個体ごとに、期待分離比（早生型個体：晩生型個体＝1：3）に対する適合度を検定し、つぎに、期待分離比（1：3）とは明らかに異なる分離比を示す組合せについて、分離している遺伝子座がトリソミック染色体に座乗する場合の期待分離比（2nの個体の場合は早生型個体：晩生型個体＝1：8、2n+1の個体の場合は1：44）に対する適合度を検定した。

Table 28の結果が示すように、染色体5、7、9を過剰に持つN T系統との組合せおよび染色体11、12を過剰に持つK T系統との組合せでは、2nの個体において早生型：晩生型が1：3から外れた。しかし、これらの組合せの中で、2n+1の個体においても1：3の分離を示さなかったのは、染色体7を過剰に持つN T系統との組合せだけであった。一方、この組合せでは、2nの個体、2n+1の個体いずれにおいても、早生型：晩生型の分離比は、*E₁*がトリソミック染色

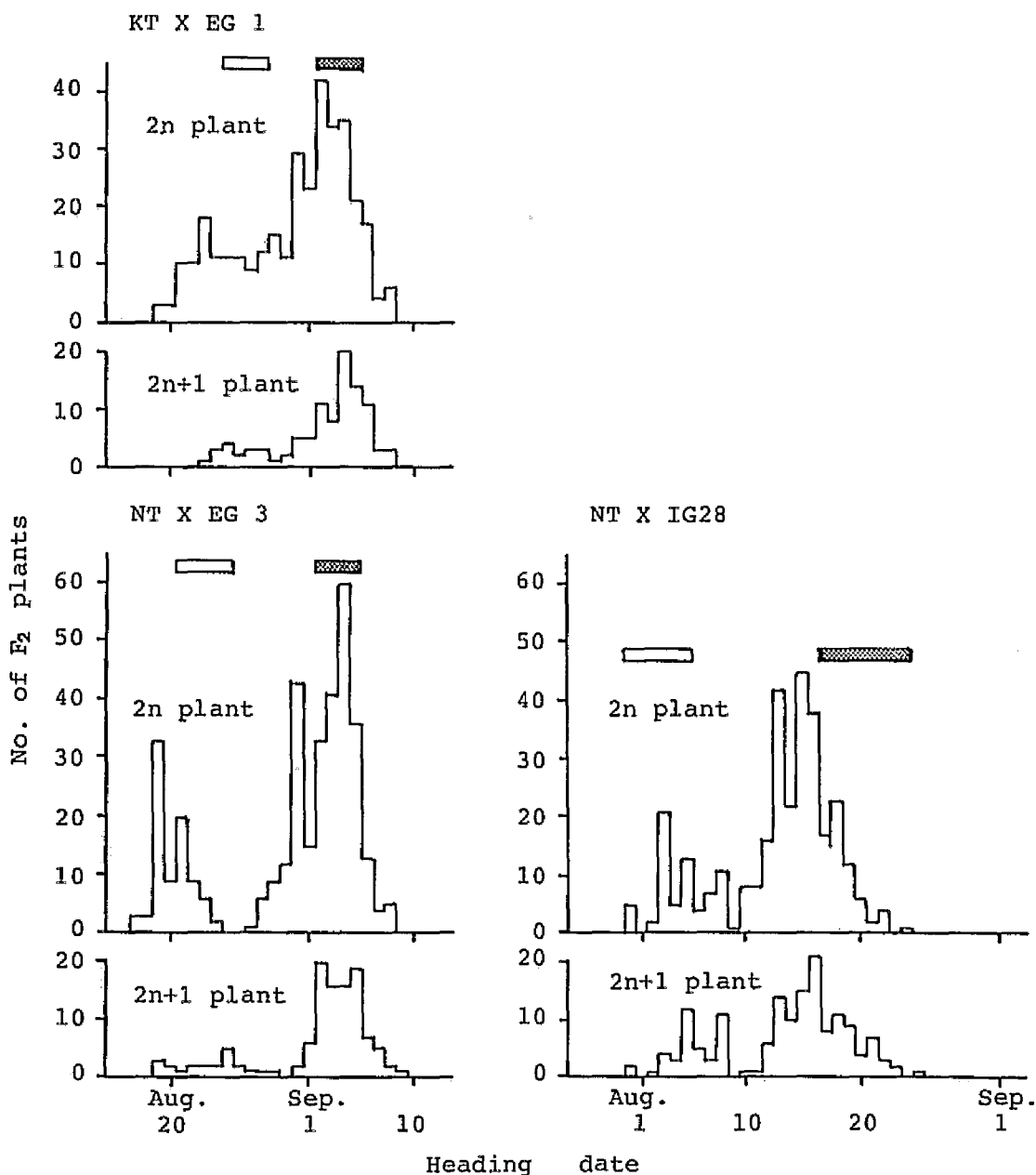


Fig.15. Frequency distributions of heading date in F_2 populations (Trisomic lines KT, NT X EG lines).
 ■ : Ranges of heading date in the original variety of trisomic lines (KT:Kinmaze, NT:Nipponbare) and EG line, respectively.

Table 28. Modes of the segregation for heading date caused by E_1 in the F_2 populations (trisomic lines \times EG3, IG28)

Critical-chromosome No.	Cross ¹⁾	No. of F_2 plants						
		2n plant			2n+1 plant			
		Early	Late	χ^2 (1:3) ; (1:8)	Early	Late	χ^2 (1:3) ; (1:44)	
4	KT \times EG3	56	207	1.928	48	109	2.312	
5	KT \times EG3	46	151	0.286	18	68	0.760	
5	NT \times IG28	15	149	21.984** 0.641	20	76	0.889	
6	KT \times EG3	101	268	1.107	36	138	1.724	
7	NT \times IG28	16	225	43.332** 4.880*	4	66	13.886** 3.929*	
8	KT \times EG3	84	232	0.412	15	59	0.883	
9	KT \times EG3	78	287	2.565	54	161	0.002	
9	NT \times IG28	42	264	20.745** 2.118	43	150	0.762	
10	KT \times EG3	85	278	0.486	28	95	0.338	
10	NT \times IG28	69	249	1.849	41	114	0.174	
11	KT \times EG3	130	524	6.864**50.890**	71	157	0.585	
11	NT \times IG28	49	198	3.510	39	50	16.813**708.765**	
12	KT \times EG3	66	291	8.076**19.667**	42	118	0.133	
12	NT \times IG28	72	214	0.005	17	89	4.541* 93.112**	

1) KTXEG3 ... Trisomics of Kinmaze (Genotype of Kinmaze: $E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$) \times EG3 ($e_1 e_1 e_2 e_2 E_3 E_3$)
 NTXIG28... Trisomics of Nipponbare (Genotype of Nipponbare: $E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$) \times IG28 ($e_1 e_1 e_2 e_2 e_3 e_3$)

* and ** : Significant at 5% and 1% levels, respectively.

Table 29. Modes of the segregation for heading date caused by E_3 in the F_2 populations (Trisomic lines \times EG1).

Critical-chromosome	No.	Cross ¹⁾	No. of F_2 plants					
			2n plant			2n+1 plants		
			Early	Late	χ^2 (1:3) ; (1:8)	Early	Late	χ^2 (1:3) ; (1:44)
	4	KT \times EG1	92	273	0.008	27	95	0.536
	5	KT \times EG1	39	211	11.781** 5.101*	23	189	22.641** 53.034**
	6	KT \times EG1	75	279	2.746	43	97	2.438
	9	KT \times EG1	73	274	2.906	57	161	0.153
	10	KT \times EG1	86	249	0.081	17	82	3.236
	11	KT \times EG1	96	334	1.640	33	159	6.250* 197.899**

1) Trisomics of Kinmaze (Genotype of Kinmaze: $E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3$) \times EG1 ($E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3$)

* and ** : Significant at 5% and 1% levels, respectively.

体に座乗している場合の期待分離比に近かった。このことから、 E_1 は第7染色体に座乗する可能性が高いと考えられた。

次に、Table 29の結果が示すように、第5染色体を過剰に持つトリソミック系統との組合せにおいてのみ、 $2n$ の個体でも $2n+1$ の個体でも早生型：晩生型が1：3から大きく外れた。この組合せの $2n$ の個体においては、早生型：晩生型の分離比は E_3 がトリソミック染色体に座乗している場合の期待分離比（1：8）に適合したが、 $2n+1$ の個体においては、期待分離比（1：44）から大きく外れた。 $2n+1$ の個体の E_3 に関する遺伝子型は $E_3E_3E_3$ 、 E_3E_3es 、 E_3eses または $eseses$ であるが、 E_3 が不完全優性遺伝子であるため、早生型と晩生型を区別するのが困難な場合が多い。このことが、期待分離比から外れる分離比を生じさせたものと考えられる。なお、第11染色体を過剰に持つ系統との組合せの $2n+1$ の個体においても1：3から外れる分離比が認められたが、この場合には早生型と晩生型の分離は比較的明瞭であり、早生型：晩生型の分離比が1：44とは明らかに異なっていた。以上の結果から、 E_3 は第5染色体に座乗する可能性が高いと考えられた。

第4節 論 議

本実験の結果から、 E_1 は第7染色体、 E_3 は第5染色体に座乗していると考えることができる。 E_1 は第7染色体に座乗するという推定は、*m-Ef-1*（ E_1 と同座、第3章）は第7染色体の*Rc*（果皮褐色遺伝子）と組換え価23%で連鎖するとした報告（TSAI 1984）と矛盾しない。なお、YÜ and YAO（1968）によると、感光性を支配する晩生遺伝子*se-2*は第7染色体の*g*（長護穎遺伝子）と組換え価23%で連鎖しているが、前述のように E_1 と*g*の間に連鎖関係は認められない

（Table 26）。したがって、*se-2*は E_1 とは異なる遺伝子とみてよい。 E_3 は*bc-1*（第3染色体）あるいは*spl-8*（第5染色体）と連鎖していることが示唆された（Table 27）が、トリソミック分析の結果を併せ考えると、 E_3 と*bc-1*との連鎖は見かけ上のものであり、 E_3 と連鎖しているのは*spl-8*であると考えられる。

Fig. 16は、第5染色体の既知標識遺伝子と E_3 との連鎖関係および第7染色体の既知標識遺伝子と E_1 との連鎖関係について推定結果を示したものである。ま

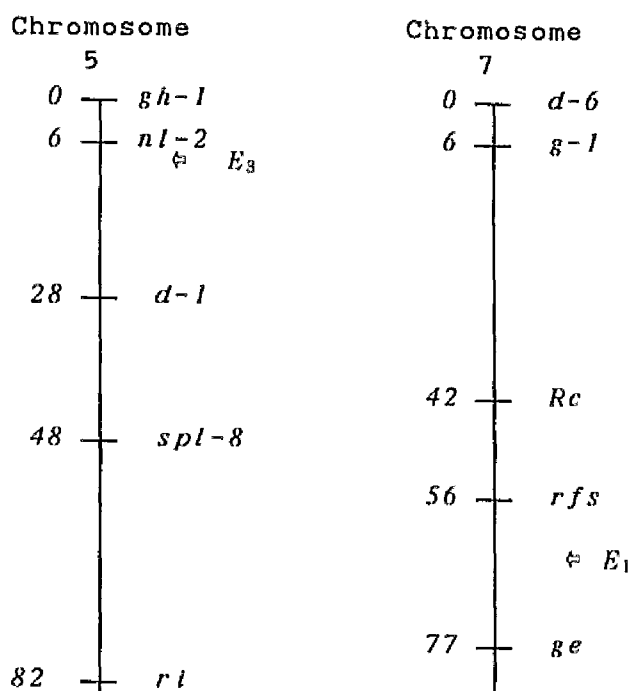


Fig.16. Estimated locations of E_1 on chromosome 7 and E_3 on chromosome 5.

ず、 E_1 は *g* とは独立遺伝をするので、その位置は *Rc* よりも *g* 側ではなく、*rfs* (rolled-fine-striped leaf) 側にあると推定される。また、 E_3 は *spl-8* とは組換え価39%で連鎖し、*ri* (輪枝) とは独立遺伝をするので、*spl-8* より *gh-1* (穎および節間黄金色-1) 側にあると推定される。 E_1 および E_3 の正確な位置を決定するためには、さらに他の標識遺伝子との連鎖関係を明らかにする必要があるが、最新の連鎖地図 (1990現在) から判断すると E_1 は *rfs* あるいは *ge* (巨大胚) と、また E_3 は *nl-2* (穂首苞葉-2) と緊密に連鎖している可能性が高い。したがって、これらの標識形質を利用すれば、 E_1 および E_3 に関する遺伝子分析を効率的に実施することができると期待される。

第5節 摘 要

我が国品種の出穂期に関する遺伝子分析を効率的に実施するためには、 E_1 、 E_2 、 E_3 3 遺伝子の遺伝子地図上の位置を予め正確に調査しておく必要がある。そこで、3 遺伝子中分離分析の容易な E_1 および E_3 について、それらの位置を標識遺伝子との連鎖分析（実験1）およびトリソミック分析（実験2）を利用して探索した。得られた結果は以下のとおりである。

(1) E_1 は標識遺伝子 eg 、 lax 、 tri 、 $gh-2$ 、 $bc-1$ 、 dl 、 $spl-8$ 、 ri 、 g 、 la とは独立に遺伝する。また、 E_3 は標識遺伝子 eg 、 $gh-2$ 、 dl 、 ri とは独立に遺伝するが、第3染色体上の $bc-1$ とは37.5%、第5染色体上の $spl-8$ とは39.0%の連鎖価を示す。

(2) トリソミック分析の結果によると、 E_1 は第7染色体、 E_3 は第5染色体に座乗する可能性が高い。

以上の結果および $e_1 (=m-Ef-1)$ が第7染色体上の Rc 遺伝子と23%で連鎖すると報告されていることから、 E_1 座は第7染色体の rfs あるいは ge 遺伝子の近傍に位置すると推定された。また、 E_3 座は、第5染色体の $nl-2$ 遺伝子の近傍に位置すると推定された。

第3編 遺伝子の特性解析

序 説

第1編で出穂期に関与する遺伝子の検出を試み、第2編で出穂期遺伝子の遺伝子地図上の位置を探索したが、出穂期に関する遺伝機構を明らかにするためには、出穂期遺伝子の特性すなわち作用の方向、大きさ等の解明も重要である。しかしながら、出穂期は、基本栄養生長性、感光性および感温性の3形質に支配される複合形質であって、3形質の各々と栽培環境との相互作用に起因する環境変動が大きい。したがって、出穂期遺伝子の特性を知るためには上記3形質のそれぞれの環境反応を明らかにする必要がある。

一方、上記3形質と出穂期との関係については幾つかの報告（SAKAMOTO and TORIYAMA 1967、細井1980、1981）があるが、それらによると、我が国水稻品種の出穂期に関する変異を制御する大きな要因は基本栄養生長性と感光性の大小であり、感温性の効果は小さい。したがって、我が国品種の場合、出穂期遺伝子の特性は基本栄養生長性および感光性によってほぼ表すことができると考えられる。

以上の観点より、既知および本研究（第1章～第3章）で検出された出穂期遺伝子の基本栄養生長性と感光性に及ぼす効果を詳細に解析した。本編はその結果を論述したものであり、2章から成っている。第5章では遺伝子型既知および本研究で遺伝子型の同定された26品種・系統を用いて基本栄養生長性と感光性を調査し、各出穂期遺伝子と両特性との関係を解析した。また第6章では遺伝子型既知系統および本研究で遺伝子型の同定された25品種・系統を用いて光中断処理（短日条件の連続暗期を光照射によって中断する処理）に対する反応を調査し、出穂期遺伝子と感光性との関係を解析した。

第5章 基本栄養生長性と感光性

第1節 緒言

本編序説で述べたように、基本栄養生長性と感光性は我が国品種の地域適応性を決定する重要な要因であると考えられる（和田 1952、SAKAMOTO and TORIYAMA 1967、細井 1980、1981）。したがって、既知あるいは本研究で検出し得た出穂期遺伝子が品種の地域適応性にどのような役割を果たしているかは、それら遺伝子の基本栄養生長性と感光性におよぼす効果を明らかにすることによって解明できると期待される。

以上の観点から、5種類の既知出穂期遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 、 $Ef-1$ および Se^e の基本栄養生長性と感光性に対する効果（実験1）、並びに第1編において新たに検出された8種類の早生遺伝子、すなわち金南風および中生新千本が持つ C 、農林1号が持つ P と Q 、農林1号とコシヒカリが持つ R 、キヨニシキが持つ S と T 、コシヒカリが持つ X （ P または Q と推定される）および藤坂5号が持つ U 、の基本栄養生長性と感光性に対する効果（実験2）を制御環境下で詳細に解析した。本章はその結果を述べたものである。

第2節 材料および方法

実験1. 既知遺伝子

E_1 、 E_2 、 E_3 に関する遺伝子型が判明している7EG系統（EG1～EG7：Table 1参照）、 Se^e に関する遺伝子型が判明している2S系統（ERとLR：YOKOO and FUJIMAKI 1971）および $Ef-1$ に関する遺伝子型が判明している6T系統（T65、T65Ef-2、T65E^a、T65E^b、T65E^a-m、T65E^b-m：Table 16参照）の合計15系統を供試し、1985年に高温短日条件（30℃、10時間明期+14時間暗期）および高温長日条件（30℃、14時間明期+10時間暗期）の2環境条件下で栽培して、全個体の主稈の出穂日を調査した。調査後、系統ごとに高温短日条件下の平均到穂日数（播種から出穂までの日数）および高温長日条件下と高温短日条件下との平均到穂日数の差を算出してそれぞれ基本栄養生長性（BVG）および感光性

(PS) の値とした。一方、全供試系統を1982年5月6日に苗床に播種し、6月16日に2反復の乱塊法(1反復15個体)により圃場に移植して全個体の出穂日を調査し、各系統の圃場条件下での到穂日数(FHD)を求めた。

環境の制御には屋外に設置された2台のグロスキャビネット(島津製SCN401型)を用い、1台を高温短日条件に、他の1台を高温長日条件に設定した。両グロスキャビネットとも毎日8時から18時までは自然光下、18時から翌朝8時までは遮光室内で運転し、長日条件に設定したグロスキャビネットについては6時から8時までと18時から20時までの2回2時間ずつ蛍光灯で補光した。制御環境下の供試材料の育成方法としては、上記グロスキャビネット中の1/5000aワグネルポット1ポットに2品種の種子(未催芽)を1品種当り20粒ずつ点播し、15日後に間引いて、各系統8個体を育てた。ワグネルポットは畑土15cmの上にバーミキュライトを5cm敷いたものを用い、間引き後3週間目までは1週間ごとに、その後は10日ごとに1/1000ハイポネックス水溶液(200ml/ポット)を施した。

なお、1985年の実験では、高温長日条件における生育不良によりT系統については感光性を調査できなかった。これを補うため、1988年にEG系統とT系統だけを用いて同様の実験を行った。ただし、播種種子には催芽処理を施し、1系統当りの育成個体数を8個体ではなく10個体とした。

実験2. 本研究で検出された早生遺伝子

EG系統と金南風および中生新千本との交雑後代で検出された早生遺伝子C(第1章)、農林1号、キヨニシキ、藤坂5号およびコシヒカリとの交雑後代で検出された早生遺伝子P、Q、R、S、T、X(PまたはQ)、Se^eおよびU(第2章)それぞれについて遺伝子型が明らかな11系統(EL系統、Table 26)を、交雑親のEG系統および品種とともに制御環境下で育成し、基本栄養生長性

(BVG)と感光性(PS)を調査した。制御環境下での材料の育成ならびにBVG、PSの推定方法は実験1と同じである。ただし、播種には催芽種子を用い、1系統当りの供試個体数は10個体とした。一方、全供試品種・系統を1991年5月8日に苗床に播種し、6月7日に系統当り25個体を圃場に移植して全個体の出穂日を調査し、圃場条件下での到圃日数(FHD)を求めた。

第3節 結 果

(1) 既知遺伝子

Table 30は1985年および1988年の結果から求めた、EG系統、S系統およびT系統のBVG、PSおよびFHDを示したものである。台中65号(T65)については、1988年の実験においても高温長日区における到穂日数に著しい個体間変異があり、PSの値を求めることはできなかった。

EG系統の場合、BVGは1985年および1988年を通じてほとんど系統間差異を示さなかった。これに対して、PSは大きな系統間差異を示し、1985年にはEG 2、EG 3、EG 5、EG 1、EG 4、EG 6、EG 7の順に、すなわち系統の到穂日数が増えるにしたがって、大きくなった。1988年には、EG 2およびEG 3とEG 5との間で早晩関係が逆転したものの、それ以外は1985年の結果と一致した。このことから、EG系統の出穂期に関する変異は基本栄養生長性の大小によるものではなく、主に感光性の大小によるものであると結論された。また、その作用力は、遺伝的背景によって多少異なったが、 E_1 、 E_3 、 E_2 の順に小さくなった。このことから、 E_1 、 E_2 、 E_3 は、従来指摘されてきたように、感光性を大きくする作用を持つ感光性遺伝子であることが確認できた。

S系統の場合、ER($Se^e Se^e$)はLR($Se^u Se^u$)に比べてBVGが大きくPSが小さかった。このことから、早生遺伝子 Se^e はPSを小さくするだけでなくBVGを大きくする効果を持ち、 Se^u はその逆の効果を持つと考えられた。つぎに、両S系統を、 E_1 、 E_2 、 E_3 に関する遺伝子型が両S系統と等しく Se 座に中生遺伝子 Se^m を持つEG 6($Se^m Se^m$)と比較したところ、EG 6に比べて、ER($Se^e Se^e$)はBVGが大きくPSおよびFHDが小さかったが、LR($Se^u Se^u$)はBVGが等しくPSおよびFHDの値が小さかった。 Se^m が Se^u よりも強い晩生化作用を示したことは、 Se^m を中生遺伝子、 Se^u を晩生遺伝子とした横尾・菊池(1977)の報告とは異なっている。

T系統の場合は、BVGとPSの両方に大きな系統間差異が認められた。T65とT65の $ef-1$ が $Ef-1$ に置き換えられた3系統(T65Ef-2、T65E^a、T65E^b)との比較から、 $Ef-1$ はBVGを小さくする作用を持つと考えられたが、 $Ef-1$ のPSに対する作用は検定できなかった。なお、T65Ef-2はT65E^aおよびT65E^bに比べてBVGが大

Table 30. Basic vegetative growth(BVG), photoperiod sensitivity(PS) and number of days to heading under natural condition(FHD) of EG lines, S lines and T lines.

Line	Genotype	1985		1988		FHD ²⁾
		BVG ¹⁾	PS ¹⁾	BVG	PS	
EG line						
EG1	<i>E₁ E₁ e₂ e₂ e₃ e₃ Ef -I Ef -I Seⁿ Seⁿ</i>	34	62	40	46	110
EG2	<i>e₁ e₁ E₂ E₂ e₃ e₃ Ef -I Ef -I Seⁿ Seⁿ</i>	35	55	43	35	96
EG3	<i>e₁ e₁ e₂ e₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I Seⁿ Seⁿ</i>	38	56	42	42	102
EG4	<i>E₁ E₁ E₂ E₂ e₃ e₃ Ef -I Ef -I Seⁿ Seⁿ</i>	37	71	43	62	113
EG5	<i>e₁ e₁ E₂ E₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I Seⁿ Seⁿ</i>	36	60	45	31	106
EG6	<i>E₁ E₁ e₂ e₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I Seⁿ Seⁿ</i>	35	75	47	73	118
EG7	<i>E₁ E₁ E₂ E₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I Seⁿ Seⁿ</i>	35	92	43	>107	123
S line						
ER	<i>E₁ E₁ e₂ e₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I Se^e Se^e</i>	41	27	--	--	98
LR	<i>E₁ E₁ e₂ e₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I Se^u Se^u</i>	35	65	--	--	115
T line						
T65	<i>E₁ E₁ E₂ E₂ E₃ E₃ ef -I ef -I -- --³⁾</i>	92	--	117	--	111
T65Ef-2	<i>E₁ E₁ E₂ E₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I -- --</i>	46	--	60	27	99
T65E ^a	<i>E₁ E₁ E₂ E₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I -- --</i>	42	--	50	54	104
T65E ^b	<i>E₁ E₁ E₂ E₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I -- --</i>	49	--	49	53	103
T65E ^a -m	<i>e₁ e₁ E₂ E₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I -- --</i>	52	--	58	15	93
T65E ^b -m	<i>e₁ e₁ E₂ E₂ E₃ E₃ Ef -I Ef -I -- --</i>	52	--	53	14	91

1) BVG = SDHT : SDHT indicates the number of days to heading under short day-length (10 h) and high temperature(30°C) condition.

PS = LDHT - SDHT : LDHT indicates the number of days to heading under long day-length(14 h) and high temperature(30°C) condition.

2) Number of days to heading under natural condition. Sown on May 6, 1982.

3) The genotypes for Se locus in T lines has not yet been disclosed.

きく、PSならびにFHDが小さかったが、これは $Ef-1$ 座の早生遺伝子間の差異ではなく、戻し交雑に用いた台中65号の遺伝的背景の差異に起因する可能性が高い（第3章）。 $T65E^a-m$ は $T65E^a$ 、 $T65E^b-m$ は $T65E^b$ に比べてBVGが大きく、PSが著しく小さい。このことは、 E_1 が遺伝的背景によってはPSを大きくする作用だけではなくBVGを小さくする作用も発現することを示唆している。また、EG 7 ($Ef-1 Ef-1 VV$) と $T65Ef-2$ 、 $T65E^a$ および $T65E^b$ ($Ef-1 Ef-1 vv$) とを比較した結果、早生遺伝子 v は、第3章で推定したように、BVGを大きくしPSを小さくする作用を持つと結論できた。

（2）本研究で検出された早生遺伝子

Table 31は、EL系統および交雑親の推定遺伝子型、BVG、PSおよびFHDを組合せごとに示したものである。この表で明らかなように、EG 1 × 中生新千本の組合せを除けば、各EL系統の遺伝子型は両親品種・系統の遺伝子型と1個の早生遺伝子に関して異なるだけである。したがって、EL系統を両親品種・系統のどちらか一方と比較すれば各早生遺伝子のBVG、PSおよびFHDに関する作用を推定することができる。Table 32は、このようにして推定した各早生遺伝子のBVG、PSおよびFHDに関する作用を示したものである。ただし、 C の作用はEG 1 とEL 11との比較およびEG 6 と中生新千本との比較に基づいて推定した。Table 32が示すように、各早生遺伝子のBVG、PSおよびFHDに対する作用は、比較に用いる組合せによって、すなわち遺伝的背景によって大きく左右されることが明らかになった。このことは、早生遺伝子の特性評価には同一の遺伝的背景下で行う必要があることを示唆している。幸い本実験では、Table 26が示すように、早生遺伝子 P 、 Q 、 S 、 T 、 R 、 Se^e 、 U および C 遺伝子がEG 1、EG 4 またはEG 6 の遺伝的背景にそれぞれ1個ずつ導入された遺伝子型を持つ系統を供試することができたので、これら8遺伝子の作用はEG 1、EG 4、EG 6 それぞれの遺伝的背景下で評価した。EG 1、EG 4 およびEG 6 は出穂期に関する遺伝子型がそれぞれ西南暖地の早生品種、中生品種および晩生品種と等しい（第1章）ので、EG 1、EG 4 およびEG 6 の遺伝的背景下における上記早生遺伝子の作用は、西南暖地品種にこれら早生遺伝子が導入された場合の作用とほぼ等しいとみることができる。

Table 31. Genotypes and heading traits of EL lines, which were derived from the crosses between EG lines and early-heading varieties.

Cross	Parent and tested line ¹⁾	Generation	Genotype ²⁾	BVG	PS	FHD
EG 1	EG 1	--	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R p p q q$	48	43	103
X	Norin 1	--	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 r r P P Q Q$	68	9	81
Norin 1	EL 1	F ₅	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R P P q q$	55	15	84
	2	F ₅	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R p p Q Q$	57	11	84
	3	F ₅	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R P P q q$	56	24	84
	4	F ₅	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 r r p p Q Q$	47	38	95
EG 1	EG 1	--	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R S S T T$	48	43	103
X	Kiyonishiki	--	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R s s t t$	65	8	85
Kiyonishiki	EL 5	F ₅	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R S S t t$	59	18	86
	6	F ₅	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R s s T T$	46	45	91
EG 4	EG 4	--	$E_1 E_1 E_2 E_2 e_3 e_3 R R x x$	47	49	107
X	Koshihikari	--	$E_1 E_1 E_2 E_2 e_3 e_3 r r X X$	53	34	91
Koshihikari	EL 7	F ₅	$E_1 E_1 E_2 E_2 e_3 e_3 R R X X$	56	32	86
	8	F ₅	$E_1 E_1 E_2 E_2 e_3 e_3 r r x x$	58	39	110
EG 6	EG 6	--	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3 R R Se^n Se^n u u$	48	66	115
X	ER	--	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3 R R Se^e Se^e U U$	53	12	85
ER	EL 9	F ₅	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3 R R Se^e Se^e u u$	52	24	87
	10	F ₅	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3 R R Se^n Se^n U U$	42	42	103
EG 1	EG 1	--	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R c c$	48	43	103
X	Chuseishinsenbon	--	$E_1 E_1 e_2 e_2 E_3 E_3 R R C C$	52	44	106
Chusei-shinsenbon	EL11	F ₉	$E_1 E_1 e_2 e_2 e_3 e_3 R R C C$	49	39	92

1) EL 1~11 : Progeny lines derived from the crosses between EG lines and varieties.

2) Genotypes for P , Q , R , S , T , U , X , Se^e and C were estimated from the results obtained in Chapters 1 and 2.

Table 32. Effects of the early-heading-time genes on
BVG, PS and FHD.

Gene ¹⁾	Comparison ²⁾		Effects of the early-heading-time gene (a - b)		
	a	b	BVG	PS	FHD
<i>P</i>	EL 1	EG 1	7	-28	-19
	Norin 1	EL 4	21	-29	-14
<i>Q</i>	EL 2	EG 1	9	-32	-19
	Norin 1	EL 3	12	-15	- 3
<i>S</i>	EL 5	EG 1	11	-25	-17
	Kiyonishiki	EL 6	19	-37	- 6
<i>T</i>	EL 6	EG 1	- 2	2	-12
	Kiyonishiki	EL 5	6	-10	- 1
<i>X</i>	EL 7	EG 4	9	-17	-21
	Koshihikari	EL 8	- 5	- 5	-19
<i>R</i>	EG 4	EL 8	-11	10	- 3
	EL 7	Koshihikairi	3	- 2	- 5
<i>Se^e</i>	EL 9	EG 6	4	-42	-28
	ER	EL10	11	-30	-18
<i>U</i>	EL10	EG 6	- 6	-24	-12
	ER	EL 9	1	-12	- 2
<i>C</i>	EL11	EG 1	1	- 4	-11
	Chusei- shinsenbon	EG 6	4	-22	- 9

1) $X = P$ or Q

2) a and b are parents or tested lines of early-heading and late-heading, respectively. The genotypes of the parents and tested lines as well as the origins of EL lines are presented in Table 31.

まず、EG 1 の遺伝的背景下では、 P 、 Q および S の3遺伝子はいずれもBVGを大きくしPSを小さくする、早生化作用の大きい遺伝子であると考えられる。 S は、BVG、PSおよびFHDに関する作用が P および Q とほぼ等しいことから、 P または Q と同一の遺伝子である可能性が高い。また、 T および C の2遺伝子はBVGおよびPSに関する作用が小さく、早生化作用が大きい遺伝子であると考えられる。

つぎに、EG 4 の遺伝的背景下では、 X は、 P または Q と同様、BVGを大きくしPSを小さくする、早生化作用の大きい遺伝子であると考えられる。ただし、BVG増大作用およびFHD減少作用が P および Q とほぼ等しく、またPS増大作用が P および Q に比べて同程度に小さかったため、本実験結果からは P および Q との異同関係を明らかにすることはできなかった。また、 R は、BVGを小さくPSを大きくする作用を持つにも拘わらず若干の早生化をもたらす極めて特異的な早生遺伝子であると考えられる。ただし、 R が存在していても P 、 Q 、 S および X の感光性抑制作用が認められるので、 R は他の早生遺伝子の感光性発現作用にはあまり影響を及ぼさないと考えられる。

さらに、EG 6 の遺伝的背景下では、 Se^e はBVGをほとんど変化させることなくPSを小さくする、早生化作用の大きい遺伝子であると考えられる。しかしこの遺伝子は、 S 系統（ER、LR）の遺伝的背景下ではBVGを大きくする作用も持つと認定された（実験1）。このことは、 Se^e の作用が遺伝的背景によって大きく異なることを示唆しているが、 S 系統とEG 6 との主な違いが早生遺伝子 U に関する遺伝子型の違い（ S 系統は UU 、EG 6 は uu ）であることから、 Se^e の作用に大きい影響を及ぼすのは U の存否ではないかと考えられる。そこで、早生遺伝子 U の存在下での Se^e の作用をみるため、ER（ $Se^e Se^e UU$ ）とEL10（ $Se'' Se'' UU$ ）を比較すると、 Se^e にBVGを大きくする作用のあることが認められる。これらの結果から、 Se^e のBVG増大作用は早生遺伝子 U との相互作用によって生じるものと考えられる。また、 U と C はどちらもPSを小さくする、早生化作用の大きい遺伝子であるが、 U はBVGを小さくするのに対して C はBVGを大きくする作用を持つことから、両者は互いに異なる遺伝子であると考えられる。 C のPS増大作用がEG 1 の遺伝的背景下よりもEG 6 の遺伝的背景下で著しく大きいことから、 C の作用は U 遺伝子の有無によって大きく異なると推定される。

本実験の結果、EG系統の遺伝的背景下では、 E_1 、 E_2 、 E_3 はいずれも基本栄養生長性を増減させることなく感光性を大きくする作用を持ち、その作用力は $E_1 \gg E_3 > E_2$ であることが確認できた。また、藤坂5号の遺伝的背景下で Se^e は基本栄養生長性を大きくし、感光性を著しく小さくする作用を持ち、 Se^u はその逆の作用を持つこと、台中65号の遺伝的背景下で $Ef-1$ は基本栄養生長性を小さくする作用を持つことがそれぞれ確認できた。これらの結果は従来の報告と矛盾しない。

早生遺伝子 e_1 ($=m-Ef-1$ 、第3章)は、台中65号の遺伝的背景下では感光性を小さくするばかりでなく基本栄養生長性を大きくしたが、EG系統の遺伝的背景下では基本栄養生長性に対する作用は認められなかった。このことから、 e_1 の基本栄養生長性に対する作用は遺伝的背景によって大きく変化すると考えられる。また、TSAI (1970) は、台湾での栽培結果から、 e_1 は $Ef-1$ の基本栄養生長性減少作用を強調する変異遺伝子であると推察しているが、本実験に関する限り、 e_1 ($=m-Ef-1$) は $Ef-1$ とは逆に基本栄養生長性を大きくする作用を持つと考えられる。これらの事実は、 E_1 座の作用は他の遺伝子の作用や栽培条件の違いによって大きく変化することを示している。したがって、出穂期遺伝子の作用を解明するためには、特定遺伝子座の作用を、従来のように一定の遺伝的背景下あるいは栽培条件下で調べるだけでなく、多くの異なる遺伝的背景下および環境条件下で分析することが必要と考えられる。

東北・北陸地域品種から検出された早生遺伝子のうち、農林1号が持つ P と Q 、キヨニシキが持つ S 、およびコシヒカリが持つ X (P または Q) は、いずれも西南暖地品種の遺伝的背景下では基本栄養生長性を大きくし感光性を著しく小さくする作用を持つことが明らかになった。したがって、これら早生遺伝子は西南暖地品種群と東北・北陸地域品種群との分化に関与する重要な遺伝子であると考えられる。横尾ら (1980) は両品種群の分化には Se 座が重要な役割を果たしていると報告している。本実験では Se^e と P あるいは Q および S との異同関係を明らかにするまでには至らなかったが、 Se^e が U との相互作用によっ

て基本栄養生長性を増大させるのに対して、 P 、 Q 、 S は単独で基本栄養生長性を増大させるとみられたことから、これら3遺伝子は Se^e とは異なるものと推測される。

西南暖地品種に見出された C 、東北・北陸地域品種に見出された T および U は基本栄養生長性および感光性に及ぼす作用に類似点が多かったため、品種群の分化との関係を論ずることはできなかった。 T 、 U および C と品種群の分化との関係を明らかにするためには、これら3遺伝子間の対立性、並びに3遺伝子の西南暖地品種群および東北・北陸地域品種群における分布を明らかにする必要があると考えられる。

西南暖地品種と東北・北陸品種に広く分布する早生遺伝子 R （第2章）は、我が国栽培品種に広く分布する早生遺伝子 $Ef-1$ （第3章）と同様基本栄養生長性を小さくする作用を持つことが判明したが、 $Ef-1$ の感光性に対する作用を推定できなかったので、両者の異同関係についてはまだ結論し難い。

第5節 摘 要

出穂期遺伝子の基本栄養生長性と感光性に対する作用を明らかにするため、5種類の既知出穂期遺伝子座 E_1 、 E_2 、 E_3 、 Se および $Ef-1$ に関して遺伝子型を異にする15系統（実験1）並びに第1章と第2章で検出された早生遺伝子を持つ11系統（実験2）を供試し、制御環境下で基本栄養生長性（BVG）と感光性（PS）を調査した。得られた結果は以下のとおりである。

(1) E_1 、 E_2 、 E_3 は、EG系統の遺伝的背景下でいずれもBVGを増減させることなくPSを増大させる作用を持ち、その作用力は $E_1 \gg E_3 > E_2$ である。 Se^e は藤坂5号の遺伝的背景下でBVGを増大し、PSを大きく減少させる作用を、 Se^u はその逆の作用を持つ。また、 $Ef-1$ は台中65号の遺伝的背景下でBVGを減少させる作用を持つ。

(2) $e_1 (= m-Ef-1)$ は、台中65号の遺伝的背景下でPSを減少させるだけでなくBVGを増大する作用を持つ。また、 Se^e がBVGを大きくする作用を持つのは、 Se^e 単独の作用ではなく U との相互作用の結果である。

(3) 早生遺伝子の作用は遺伝的背景で大きく異なるが、EG系統の遺伝的背景下

で比較した結果によると、*P*、*Q*および*S*はいずれも、BVGを大きくしPSを小さくする遺伝子、*T*はBVGを小さくPSを大きくするがその作用が小さい遺伝子、*U*はPSを小さくする作用の大きい遺伝子である。また、*C*のPSを小さくする作用は*E₃*の存在下で大きくなる。

以上の結果から、*E₁*、*E₂*、*E₃*は感光性に関与する遺伝子、*Ef-1*は基本栄養生長性に関与する遺伝子、*Se^e*は基本栄養生長性と感光性の両者に関与する遺伝子であると判定できた。また、出穂期遺伝子のBVGおよびPSに関する作用が遺伝的背景によって大きく異なったことから、出穂期遺伝子のBVGおよびPSに及ぼす効果は、一定の遺伝的背景下で調査する必要があると考えられた。さらに、東北・北陸地域の品種に見出されたは*P*、*Q*および*S*は西南暖地品種群と東北・北陸地域品種群との分化に関与する重要な遺伝子であると考えられた。

第6章 光中断に対する反応

第1節 緒言

品種の感光性は、前章で明らかになったようにいくつかの出穂期遺伝子の相互作用によって決定されているので、その遺伝機構の解明には、個々の出穂期遺伝子の感光性に及ぼす基本的な効果を可能な限り適確に把握する必要がある。

一方、イネのような短日性植物は、花芽の形成に一定時間以上連続する暗期を必要とする (HAMNER and BONNER 1938)。したがって、イネの植物体を短日条件下に置き、暗期の途中で一定時間光照射を行って連続する暗期を短くする処理、すなわち光中断処理を加えると花芽 (幼穂) の形成が抑制される (CUA and OKUDA 1950) が、品種の感光性は、このような光中断に対する反応の程度 (幼穂形成抑制の程度) を指標に用いることによって、最も適確に評価できると考えられる。

以上の観点から、まず本研究で基本的検定系統に用いているEG系統の3出穂期遺伝子 E_1 、 E_2 および E_3 について (実験1)、ついで第1編で検出された8種類の出穂期早生遺伝子について (実験2)、光中断に対する反応を明らかにした。本章はその結果を述べたものである。

第2節 材料および方法

実験1 EG系統

7 EG系統を催芽開始後50日間夜間補光による全日長条件下で生育させた後、光中断処理を50日間行い、光中断処理が幼穂の発育に及ぼす効果を観察した。

供試材料は催芽開始後2日目に育苗バットに播種し、播種後28日目に1/5000 a ワグネルポットに4個体ずつ移植した。光中断処理には各系統・処理区当り3ポットずつ12個体を用いた。供試植物体は、光中断処理開始時 (催芽開始後50日目) にはすべて第11葉展開期に達しており、基本栄養生長期は終了して感光性を獲得していると考えられた。光中断処理は、連日短日処理 (10時間日長) を施すとともにその暗期の一定時刻に1時間光照射 (300lux以上、

光源は200w白熱灯)を与えることによって行った。Fig. 17は光中断処理の設計を示したもので、照射時刻の異なる3処理区すなわち前期光中断処理(E)区、中期光中断処理(M)区および後期光中断処理(L)区、と光中断処理を実施しない対照(C)区を設けた。光中断処理開始後28日目と50日目に各々全ポットから2個体ずつ、各系統・処理区当り6個体をサンプリングして、主稈の幼穂発育段階を観察した。幼穂発育段階は、Table 33に示すSUGE and OSADA (1967)の方法により10段階に分級した。短日処理は、材料を暗幕で被覆することによって行ったが、暗幕内の換気は十分に行って、日長条件以外は自然条件になるよう留意した。

Table 33. Developmental stage of young panicle (partly after SUGE and OSADA 1967)

Developmental stage	Situation of panicle	Panicle length (mm)
0	Vegetative stem primordia, before neck node differentiation	—
1	Differentiating stage of primary rachis branch primordia	—
2	Differentiating stage of secondary rachis branch primordia	0.5~0.9
3	Early differentiating stage of flower primordia	1~3
4	Late differentiating stage of flower primordia	3~15
5	Differentiating stage of pollen mother cell (PMC)	15~50
6	Early stage of reduction division of PMC	50~100
7	Late stage of reduction division of PMC	100
8	Completing stage of pollen	ca. 200
H	(Heading finished)	ca. 200

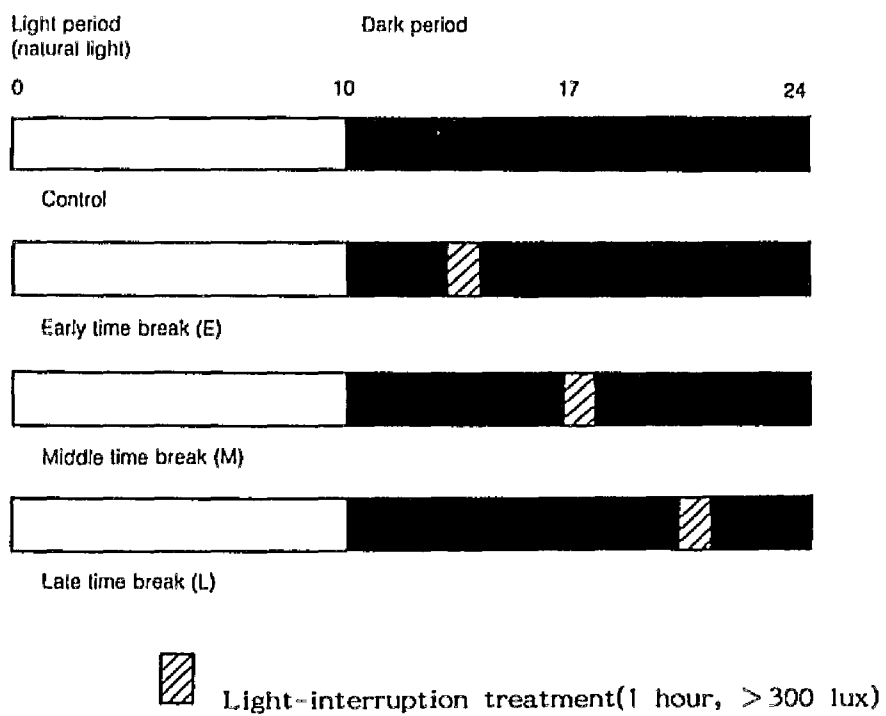


Fig.17. Scheme of light-interruption treatment.

実験 2 品種

本研究の第 1 章で用いた 11 品種、第 2 章で用いた 5 品種および第 3 章で用いた台中 65 号 (T65) と T65Ef-2 (これら 2 品種・系統は以下 T 系統と呼ぶ) 並びに対照系統として 7 EG 系統を供試した。全供試材料を催芽開始後 50 日間夜間補光による全日長条件下で生育させた後、30 日間光中断処理 (200lux 以上、100 W 白熱灯) を行い、光中断処理が幼穂の発育程度に及ぼす効果を観察した。

供試材料は催芽開始後 2 日目に育苗バットに播種し、播種後 28 日目に 1/5000 a ワグネルポットに 5 個体ずつ移植した。光中断処理には各系統 3 ポット 15 個体を用いた。ただし、3 ポットのうち 2 ポットは Fig. 17 に示す M 区と同じ光中断を施した処理区、1 ポットは光中断処理を施さない対照区に置いた。光中断処理開始後 30 日目に処理区からはポット当たり生育のそろった 3 個体、対照区からは全個体をサンプリングして、主穂の幼穂発育段階を観察した。短日処理は、材料を遮光室に搬入することによって行ったが、実験 1 の場合と同様、換気を十分に行って日長条件以外は自然条件になるよう留意した。

第 3 節 結 果

(1) EG 系統

Fig. 18 は、光中断処理開始後 28 日目と 50 日目の各処理区における 7 EG 系統の幼穂発育程度を示したものである。

28 日目には、どの系統も光中断によって著しく幼穂発育が阻害されたが、その程度は E_L を持たない系統 (3 系統、EG 2、EG 3 および EG 5) よりも E_L を持つ系統 (4 系統、EG 1、EG 4、EG 6 および EG 7) で大きく、または 3 処理区の中では M 区において最も大きかった。特に E_L を持つ 4 系統では M 区において全く幼穂が形成されていなかった。E 区と L 区で阻害効果を比較したところ、 E_L を持たない 3 系統では E 区の効果の方が大きかったのに対して、 E_L を持つ 4 系統のうち EG 1 と EG 4 の 2 系統では L 区の方が大きく、EG 6 と EG 7 の 2 系統では E 区、L 区とも幼穂形成が認められなかった。

50 日目には、 E_L を持たない 3 系統と E_L を持つ 4 系統の差異が一層明らかになり、前者では全処理区で穂の発育が完了したのに対して後者では M 区において

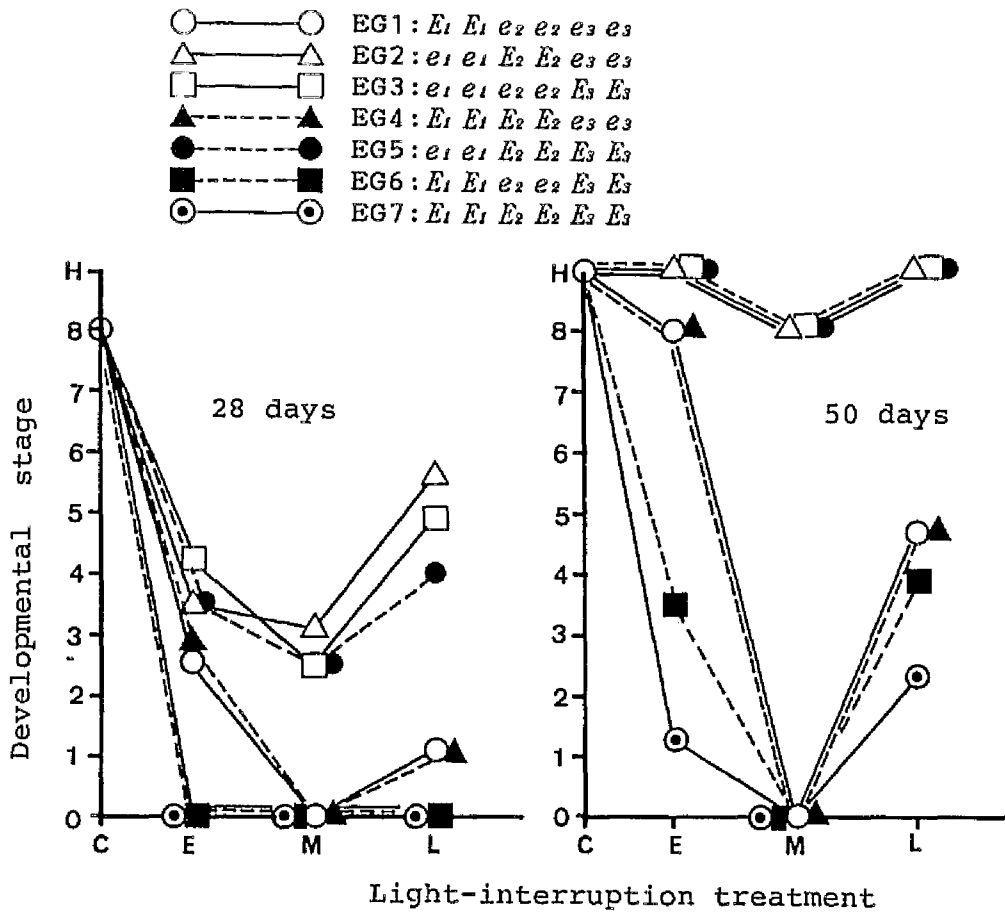


Fig.18. Light-interruption effects of seven different genotypes on young panicle development.

幼穂形成が全く認められなかった。また、 E_1 を持つ4系統のうち、 E_2 を持つEG 6とEG 7の2系統ではE区とL区間に差異が認められなかったが、 E_3 を持たないEG 1およびEG 4の2系統ではE区がL区に比べて明らかに小さく、このため、E区では E_2 を持つ系統と E_3 を持たない系統との間に、L区では認められない明瞭な差異が生じた。

(2) 品種

Table 34は、光中断処理開始後30日目における幼穂発育程度を処理区と対照区について示したものである。

EG系統の場合、実験1とは異なり E_1 を持つ4系統においてもわずかに幼穂の形成が認められたが、 E_1 を持つ系統と E_1 を持たない系統との差は明らかであった。

T系統の場合、台中65号では光中断処理によって明らかに幼穂形成が阻害された。観察された阻害程度がEG 6（西南暖地の晩生品種と共通の遺伝子型を持つ、第1章）より小さく藤坂5号（東北・北陸地域の代表的品種、第2章）より大きいことから、台中65号の感光性は西南暖地の晩生品種と東北・北陸地域の早生品種の中間と推察される。これに対してT65Ef-2では、光中断処理による抑制効果がほとんど認められなかった。したがって、この系統が持つ早生遺伝子 $Ef-1$ は基本栄養生長性を小さくする効果を持つ（第5章）だけでなく、感光性を小さくする効果も持つと考えられる。また、T65Ef-2とEG 7との比較から、早生遺伝子 v （第3章参照）が E_1 の光中断に対する反応を強く抑制することは明らかであるが、その効果はT65では、すなわち $Ef-1$ のない遺伝的背景下では著しく小さくなるといえる。

その他の供試品種は、第1、2章で示したようにすべて E_1 を持つ。それにもかかわらず農林1号、キヨニシキ、藤坂5号およびフジミノリでは光中断処理の効果がほとんど認められず、処理終了時にはキヨニシキを除きすべて出穂直前の段階に達していた。キヨニシキでは光中断処理によって幼穂形成がやや遅れたが、阻害効果の大きかった品種・系統との差異は明らかであった。これら4品種・系統は、いずれも第2章で取り上げた東北・北陸地域の品種であって、第1章で取り上げた西南暖地の11品種はすべて光中断処理によって強く幼穂形

Table 34. Response of young panicle development to light-interruption(LI) treatment¹⁾ in 7 EG lines, 2 T lines and 16 varieties.

Line and variety	Genotype	Developmental stage ²⁾ of young panicle	
		with LI	without LI
EG 1	<i>E₁E₁e₂e₂e₃e₃ Ef-1 Ef-1</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	1.6 H
EG 2	<i>e₁e₁E₂E₂e₃e₃ Ef-1 Ef-1</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	7.8 H
EG 3	<i>e₁e₁e₂e₂E₃E₃ Ef-1 Ef-1</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	7.7 H
EG 4	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃ Ef-1 Ef-1</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	0.5 8
EG 5	<i>e₁e₁E₂E₂E₃E₃ Ef-1 Ef-1</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	7.4 H
EG 6	<i>E₁E₁e₂e₂E₃E₃ Ef-1 Ef-1</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	0.7 8
EG 7	<i>E₁E₁E₂E₂E₃E₃ Ef-1 Ef-1</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	0.1 8
T65	<i>E₁E₁E₂E₂E₃E₃ ef-1 ef-1</i>	-- -- ³⁾	3.0 6.4
T65Ef-2	<i>E₁E₁E₂E₂E₃E₃ Ef-1 Ef-1</i>	-- --	8.0 H
Manryo	<i>E₁E₁e₂e₂e₃e₃ R R⁴⁾</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	3.0 H
Nipponbare	<i>E₁E₁e₂e₂e₃e₃ R R</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	2.0 8
Norin 6	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃ R R</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	1.2 8
Norin 8	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃ R R</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	1.2 8
Norin22	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃ R R</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	3.0 H
Kinmaze	<i>E₁E₁e₂e₂E₃E₃ R R C C</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	3.0 H
Chuseishinsenbon	<i>E₁E₁e₂e₂E₃E₃ R R C C</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	3.0 H
Zuiho	<i>E₁E₁e₂e₂E₃E₃ R R</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	1.3 8
Akebono	<i>E₁E₁e₂e₂E₃E₃ R R</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	1.1 7.4
Shiranui	<i>E₁E₁e₂e₂E₃E₃ R R</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	1.3 8
Hoyoku	<i>E₁E₁e₂e₂E₃E₃ R R</i>	<i>SeⁿSeⁿ</i>	0.5 8
Norin 1 ⁵⁾	<i>E₁E₁e₂e₂e₃e₃ r r P P Q Q</i>	-- --	8.0 H
Kiyonisiki ⁵⁾	<i>E₁E₁e₂e₂e₃e₃ R R S S T T</i>	-- --	6.9 H
Koshihikari ⁵⁾	<i>E₁E₁E₂E₂e₃e₃ r r X X</i>	-- --	1.2 8
Fujisaka 5	<i>E₁E₁e₂e₂E₃E₃ R R U U</i>	<i>Se^eSe^e</i>	8.0 H
Fujiminori	<i>E₁E₁e₂e₂E₃E₃ R R U U</i>	<i>Se^eSe^e</i>	8.0 H

1) See Fig.17

2) See Table 33

3) Genotype for *Se* locus has not been determined.

4) Allelic relation between *R* and *Ef-1* has not been disclosed.

5) Allelic relations of *P*, *Q*, *S*, *T* and *X* with *Se^e* has not been disclosed.

成が抑制された。この事実は、東北・北陸地域の品種に特異的に見出された早生遺伝子の中には、 E_1 の光中断処理に対する反応を抑制する作用を持つものがあることを示唆している。4品種のうち、フジミノリと藤坂5号では E_1 の光中断反応が強く抑制されることから、これらの品種が持つ Se 座の早生遺伝子 Se^e には E_1 の光中断反応を強く抑制する働きがあると推定される。また、2早生遺伝子 P および Q を持つ農林1号では E_1 の光中断反応が抑制されるが、 P または Q のいずれかを持つコシヒカリでは抑制されないことから、抑制作用を持つのは P または Q のどちらか一方だけと考えられる。さらに、キヨニシキの早生遺伝子 S も抑制作用を持つと推定されるが、その抑制作用はTable 34の結果が示すように、 Se^e および P または Q より小さいと考えられる。西南暖地品種の金南風と中生新千本から検出された早生遺伝子(C)にも E_1 の光中断処理反応を抑制する効果のあることが窺われるが、その効果は東北・北陸地域品種に特異的な早生遺伝子に比べて明らかに小さい。なお、西南暖地品種のうち、早生遺伝子を持たないマンリョウと農林22号においても光中断処理効果の軽減が認められたが、本実験からはその原因は明らかにできなかった。

第4節 論 議

本章の実験結果から、 E_1 遺伝子は光中断処理に対して強く反応して幼穂發育を抑制する遺伝子であることが判明した。 E_1 遺伝子の反応は実験1と実験2で若干異なり、 E_1 を持つEG系統に暗期中央での光中断処理を加えた場合、実験1では幼穂が全く形成されなかったが、実験2では幼穂形成が認められた(Fig. 18、Table 34)。これは、実験1と2で光中断処理に用いた照度および光源が異なることから、実験1における処理では光中断に有効な波長帯(BORTHWICK *et al.* 1948、丹羽・橋本 1968)の光が多く含まれていたためではないかと推察される。したがって、光中断に対する反応を遺伝子型の推定に利用するためには、光中断処理に用いる光の波長や強度を一定にする必要があろう。また、 E_1 を持ち E_2 を持たない系統と E_1 、 E_2 を併せ持つ系統とは、光中断処理を行う時刻によって反応が異なっていた(Fig. 18)。この原因を明らかにすることができれば、光中断時刻による反応の差異から遺伝子型を識別することができると

考えられる。

T65Ef-2が持つ早生遺伝子 ν も、 Se^e と同様、 E_1 の光中断に対する反応を強く抑制する作用を持つことが認められた (Table 34)。しかし、その作用力は遺伝的背景によって変化し、 $Ef-1$ を持たない台中65号では小さくなった。このことから、光中断に対する反応には E_1 座、 Se 座だけでなく $Ef-1$ 座も関与していると推察される。したがって、 $Ef-1$ 座と感光性との関係についてはさらに詳しく解析する必要があると考えられる。

品種の光中断処理に対する反応をみた実験2の結果から、 E_1 の光中断処理に対する反応の特異性は Se 座の遺伝子型によって大きく左右されることが判明した (Table 34)。すなわち、 Se 座に中生遺伝子 (Se^n) を持つEG系統および西南暖地品種では光中断処理によって幼穂分化が強く抑制されたのに対して、 Se 座に早生遺伝子 (Se^e) を持つ藤坂5号およびフジミノリにおいては、光中断処理による阻害効果がほとんど認められなかった。このことから、光中断による幼穂形成の阻害は E_1 と Se^n の補足作用によって強く発現すると考えられる。

感光性が2遺伝子の補足作用によって強く発現する現象に関しては、福家 (1955) が K 遺伝子と F 遺伝子の補足効果によって感光性が増大する現象を、また藺牟田ら (1990) は Se 座の晩生遺伝子が持つ感光性が劣性の感光性抑制遺伝子によって消失する現象を報告している。福家の報告した K 遺伝子は連鎖関係から Se 座の遺伝子であると推定される (菊池ら1982) ので、従来報告されている感光性に関する2遺伝子の補足効果はいずれもある遺伝子と Se 座の遺伝子との間で生じていることになる。したがって、 $F = E_1$ 、劣性の感光性抑制遺伝子 $= e_1$ である可能性も考えられる。いずれにしても、光中断処理によって幼穂形成が強く阻害される品種・系統は E_1 と Se^n を持ち、阻害効果の小さい品種・系統は E_1 もしくは Se^n のどちらか、または両方を持たないと判断できる。

東北・北陸地域の品種から検出された早生遺伝子のうち、 Se^e と同じように、 E_1 の幼穂形成阻害作用をほぼ完全に抑制する遺伝子は、農林1号が持つ早生遺伝子 P および Q の中のどちらか一方だけであった。キヨニシキが持つ S と T は E_1 の光中断に対する作用を抑制する効果が小さく、コシヒカリが持つ農林1号由来の早生遺伝子 X (P または Q) は E_1 の光中断に対する作用をほとんど抑制しない。したがって、キヨニシキおよびコシヒカリが持つ早生遺伝子は Se^e と

は異なると考えられる。

第5節 摘 要

出穂期遺伝子の感光性に及ぼす効果を適確に把握するため、EG系統および本研究の第1章～第3章において遺伝子型が判明した18品種・系統の光中断処理（連日短日処理を施し、暗期の一定時刻に光照射を与える処理）に対する幼穂形成反応を調査した。得られた結果は以下のとおりである。

（1） E_1 遺伝子を持つ系統の幼穂形成は光中断処理によって著しく阻害される。 E_1 遺伝子が持つ上記反応は早生遺伝子 Se^e あるいは v によってほぼ完全に抑制される。

（2）光中断処理によって西南暖地品種の幼穂形成は強く阻害されるが、東北・北陸地域品種の中には強く阻害される品種とほとんど阻害されない品種がある。

以上の結果から、 E_1 は光中断処理に対して特異的に強く反応する遺伝子であり、光中断によって幼穂形成が強く阻害される品種・系統は E_1 のほかに Se 座の中生遺伝子（ Se^n ）を併せ持つことが判明した。また、東北・北陸地域品種の中には Se^e を持つ品種と持たない品種が存在すると考えられた。

我が国水稻品種の出穂期を支配する遺伝子を分析した研究は数多いが、検出された遺伝子と品種の早晚性との関係や検出された遺伝子相互の異同関係がほとんど未解明であるため、得られた知見が育種場で十分活用されていない。この現状を打開するには、我が国水稻品種を幅広くとり上げてそれらの出穂期を支配する遺伝機構を解析し、出穂期遺伝子に関する知見を体系化する必要がある。この観点より、出穂期遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 に関して遺伝子型を異にする7種類の検定系統（BG系統）を基本的な検定系統に用い、まず、我が国の代表的な品種について既知遺伝子に関する遺伝子型の同定、未知遺伝子の検出および既知遺伝子間の対立性検定を進め、ついで、既知遺伝子および検出し得た遺伝子についてゲノム内の位置並びに出穂期に関与する特性を明らかにした。本論文は、その成果を3編6章にまとめたものであり、第1編（3章）では主要品種の出穂期に関する遺伝子の分析、第2編（1章）では既知遺伝子の座乗染色体と染色体上の位置の探索、第3編（2章）では既知および本研究で検出された出穂期遺伝子の特性解析を行った。主要な成果は以下のとおりである。

I. 遺伝子分析

我が国の品種は、その出穂特性によって北海道品種群、東北・北陸地域品種群および西南暖地品種群の3群に大別できる。一方、我が国品種同士の交配に起源するにもかかわらず台湾で育成された台湾の栽培品種群（蓬莱品種群）はその出穂特性が上記3品種群いずれとも大きく異なる。したがって、出穂期遺伝子に関する知見を体系化するには、まず、これら4品種群について群内および群間の出穂期の変異に関与する遺伝子を検出・同定し、出穂期遺伝子と品種の早晚性および地域適応性との関係を解明することが必要である。この観点より、上記4品種群のうち京都の自然条件下での分析が困難な北海道品種を除く3品種群をとりあげ、それぞれの代表的品種について、 E_1 、 E_2 、 E_3 に関する遺伝子型の同定と未知遺伝子の検出を行った。

I-1. 西南暖地の品種

我が国西南暖地の代表的な栽培品種の中から、早生2品種（マンリョウ、日本晴）、中生5品種（農林6号、農林8号、農林22号、金南風、中生新千本）および晩生4品種（瑞豊、アケボノ、シラヌイ、ホウヨク）の計11品種を7EG系統と交雑し、 F_2 および F_3 を用いて出穂日の分離分析を行った。

分析の結果、両早生品種は E_1 を、また中生5品種のうち3品種（農林6号、農林8号、農林22号）は E_1 と E_2 を、さらに上記以外の中生2品種（中生新千本、金南風）と晩生4品種は E_1 と E_3 を持つことが判明した。ただし、金南風および中生新千本からは、 E_1 、 E_3 の外に、 E_1 の作用を変更する1個の早生遺伝子が検出された。また、どの交雑組合せにおいても E_1 、 E_2 、 E_3 および上記早生遺伝子以外の主働遺伝子による分離は認められなかった。

これらのことから、 E_1 は西南暖地品種にとって適応上不可欠の遺伝子であり、西南暖地品種間にみられる早晩性の変異は E_2 、 E_3 および1早生遺伝子によって決定されると結論された。

I-2. 東北・北陸地域の品種

東北・北陸地域の代表的な品種農林1号、キヨニシキ、コシヒカリ、フジミノリおよび藤坂5号と藤坂5号のいもち病抵抗性遺伝子 $Pi-z^1$ に関する同質遺伝子系統ER計6品種・系統と7EG系統との交雑後代 F_2 および F_3 を用いて出穂日の分離分析を行った。

分析の結果、農林1号とキヨニシキは E_1 、コシヒカリは E_1 と E_2 、フジミノリ、藤坂5号およびERは E_1 と E_3 を持つことが明らかになった。また、供試した6品種・系統はいずれもEG系統にはない早生遺伝子を1個もしくは2個持つこと、さらに、キヨニシキ、フジミノリ、藤坂5号、ERはEG各系統に共通する1早生遺伝子を持つが、農林1号とコシヒカリはこの遺伝子を持たないことが明らかになった。ERが持つ早生遺伝子といもち病抵抗性遺伝子に関する連鎖分析の結果、フジミノリ、藤坂5号およびERが持つ早生遺伝子のうち作用力の強い1個は Se (Lm) 座の早生遺伝子 (Se^e) であった。

これらの結果と第1章の結果から、 E_1 、 E_2 、 E_3 は東北・北陸地域と西南暖地の両品種群にまたがって広く分布する遺伝子であり、とくに E_1 は両地域の大多数の品種に存在する遺伝子であることが判明した。また、出穂期に関する両地

域品種群への分化は、主に西南暖地の品種が持たない早生遺伝子の効果によると考えられた。

I-3. 蓬萊品種

代表的な蓬萊品種（台湾の日本型栽培品種）である台中65号並びに台中65号に早生遺伝子 $Ef-1$ または $m-Ef-1$ もしくはその両者を導入して作出された早生同質遺伝子系統5系統（以下、台中65号も含めてT系統と呼ぶ）と7EG系統との間で交雑を行い、得られた F_2 および F_3 を用いて、出穂期に関する分離分析を行った。

分析の結果、 $Ef-1$ の有無とは関係なく $m-Ef-1$ を持たないT系統（台中65号を含む4系統）は E_1 、 E_2 、 E_3 に関する遺伝子型が $E_1E_1E_2E_2E_3E_3$ 、 $m-Ef-1$ を持つT系統（2系統）は $e_1e_1E_2E_2E_3E_3$ であり、6系統ともすべてのEG系統が持つ未知の晩生遺伝子（仮記号 V ）の早生対立遺伝子（ v ）を持つこと、一方、EG系統はすべて $Ef-1$ を持つことが判明した。以上のことから、 $Ef-1$ は E_1 、 E_2 および E_3 とは座を異にする遺伝子であること、および $m-Ef-1$ は E_1 と同一座の遺伝子であって $m-Ef-1^+ = E_1$ 、 $m-Ef-1 = e_1$ であることが明らかになった。

これらの結果と第1章および第2章の結果とから、 $Ef-1$ は日本品種に広く存在する遺伝子であることが示唆された。また、晩生遺伝子 V は、感光性を増大させ、基本栄養生長性を減少させる性質を持つことから、日本品種と蓬萊品種の出穂特性の分化に関与する遺伝子であると考えられた。

II. 連鎖分析

出穂期遺伝子の分析を進めるためには、分析過程で検出された遺伝子を、既検出遺伝子との対立性検定を通じて逐次同定する必要がある。この対立性検定を効率化するには、既検出遺伝子と特定標識遺伝子との連鎖関係すなわち遺伝子地図上の位置を解明し、ついで分析対象遺伝子と標識遺伝子との連鎖関係を明らかにして、分析対象遺伝子と既検出遺伝子との異同を確認するのが有効と考えられる。この観点より、本研究で基本的検定系統として用いているEG系統の遺伝子 E_1 、 E_2 、 E_3 の遺伝子地図上の位置を、連鎖分析の手法を用いて探索した。

II-1. 遺伝子の位置

E_1 、 E_2 、 E_3 遺伝子のうち比較的作用力の大きい E_1 、 E_3 の2遺伝子について、座乗染色体および遺伝子地図上の位置を、トリソミック分析および標識遺伝子との連鎖の分析によって調査した。

トリソミック分析の結果、 E_1 は第7染色体、 E_3 は第5染色体に座乗すると推定された。さらに、標識遺伝子との連鎖関係から、 E_1 座は第7染色体の*rfs*あるいは*ge*遺伝子の近傍に、また E_3 座は第5染色体の*nl-2*遺伝子の近傍に位置すると推定された。

III. 遺伝子の特性解析

出穂期に関する遺伝機構を明らかにするためには、出穂期遺伝子の検出・同定だけではなく、出穂期遺伝子の特性すなわち作用の方向、大きさ等の解明も重要である。出穂期は基本栄養生長性、感光性および感温性の3形質に支配される複合形質であるが、我が国水稻品種の出穂期に関する変異を制御する主な要因は基本栄養生長性と感光性の大小であり、感温性の効果は小さい。そこで、既知並びに検出された出穂期遺伝子の特性解明を目的として、各遺伝子の基本栄養生長性および感光性におよぼす作用を解析した。

III-1. 基本栄養生長性と感光性

5種類の既知の出穂期遺伝子座 E_1 、 E_2 、 E_3 、 Se および $Ef-1$ に関して遺伝子型を異にする15系統と本研究で検出された早生遺伝子を持つ11系統について、基本栄養生長性(BVG)と感光性(PS)を制御環境下で調査した。

実験の結果、 E_1 、 E_2 、 E_3 はいずれも感光性遺伝子で、その作用力は $E_1 \gg E_3 > E_2$ であった。また、 Se^e はBVGを増大させPSを大きく減少させる効果、 Se^a はその逆の効果を持ち、 $Ef-1$ および $e_1 (=m-Ef-1)$ は、台中65号の遺伝的背景下でそれぞれBVGを減少させる効果およびPSを減少させる効果を持つことが判明した。一方、本研究で検出された早生遺伝子については、BVGを増大させPSを減少させることによって17~19日早生化する作用を持つ遺伝子と、BVGならびにPSに対する効果は小さいが11~12日早生化する作用を持つ遺伝子とがあり、東

北・北陸地域品種は前者を少なくとも1個持つことが判明した。また、これら早生遺伝子の作用力は他の早生遺伝子との組合せ、すなわち遺伝的背景によって大きく異なった。

これらの結果から、東北・北陸地域の品種は Se^e と作用力が類似した早生遺伝子を1個持つこと、並びに各出穂期遺伝子の特性を決定するには種々の遺伝的背景下での調査が必要であることが示唆された。

Ⅲ－２．光中断に対する反応

EG系統および本研究によって出穂期に関する遺伝子型が明らかになった18品種・系統（第1章～第3章）に短日処理を施し、その暗期を光照射によって中断する処理（光中断処理）区と無処理区における幼穂形成の程度を比較した。

実験の結果、 E_1 を持つ系統では光中断処理による幼穂形成阻害（光中断に対する反応）が E_1 を持たない系統に比べて著しく大きいことが明らかになった。また、 E_1 の光中断に対する反応は西南暖地の2品種および東北・北陸地域の5品種から検出された早生遺伝子によってさまざまな程度に抑制されるが、特に Se 座の早生遺伝子 Se^e によってほぼ完全に抑制されることが明らかになった。

これらの結果から、 E_1 遺伝子は光中断に対して特異的に強く反応する遺伝子であること、光中断に対する反応が大きい品種は E_1 と Se 座の中生遺伝子（ Se^m ）を持つこと、さらに光中断に対する反応の大小は上記早生遺伝子の種類によって異なることが明らかになった。

本研究の結果、西南暖地品種群内の早晩性は、 E_2 、 E_3 および未知の1早生遺伝子の組合せによって、また東北・北陸地域品種群内の早晩性は E_2 、 E_3 と西南暖地品種が持たない複数個の早生遺伝子およびEG系統が持つ1早生遺伝子の晩生対立遺伝子との組合せによって、ほぼ説明することができた。さらに、 E_1 は両品種群に広く分布することが明らかになった。一方、代表的な蓬菜品種である台中65号は E_1 、 E_2 、 E_3 をすべて持つこと、西南暖地品種と東北・北陸地域品種には台中65号が持たない早生遺伝子 E_1^{-1} が広く分布していること、および蓬菜品種群と我が国で栽培される品種群の分化には未知の晩生遺伝子座（ V ）が関係していることが見出された。これらの事実から、 E_1 、 E_2 、 E_3 は東北・北陸

地域以南の品種群に広く分布する遺伝子であり、品種群間の出穂期の差異はこれら3遺伝子以外の比較的少数の遺伝子によって支配されていることが示唆された。

引用文献

BORTHWICK, H.A., S.B.HENDRICKS and M.W.PARKER 1948.

Action spectrum for photoperiodic control of floral initiation of a long-day plant, wintex barley (Hordum vulgare). Bot. Gaz. 110: 103~118.

CHANDORARATNA, M.F. 1953 A gene photoperiod sensitivity in rice linked with apiculus colour. Nature 171: 1162

CUA, L. D. and M. OKUDA 1950. A note on the effects of light interruption on rice plants receiving short photoperiods. Rep. Kihara Inst. Res. 4: 54~56.

福家 豊 1955. 本邦に於ける主要水稻品種の出穂期に差異を来さしむる遺伝因子並びに之等因子が温度及び日長時間に対する反応に及ぼす関係に就いて. 農技研報D 5: 1~71.

HAMNER, K.C. and J. BONNER 1938. Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. Bot. Gaz. 100: 388~431.

HOSHINO, Y. 1915 On the inheritance of the flowering time in peas and rice. J. Coll. Agric., Tohoku Imp. Univ. 6: 230~288

細井徳夫 1981. 気象要因による水稻生育の変動性に関する研究. V. 日本の主要水稻品種の感音性、感光性、基本栄養生長性と出穂日数の制御要因の地域的特徴. 育雑31: 239~250

細井徳夫 1980. 気象要因による水稻生育の変動性に関する研究. IV. 生育温度の差異または播種期の変更に伴う品種の出穂日数の制御要因の変化. 育雑30: 375~386

藺牟田泉・遊佐美和・佐々木理世・菊池文雄 1990. アイソザイムを利用したイネの日印雑種集団における出穂期の遺伝分析. 育雑40(別1): 442~443.

川瀬恒男 1961. 水稻における出穂期の遺伝ならびにその遺伝子の環境に対する反応に関する研究. 京都大学学位論文pp. 246.

- KINOSHITA, T. 1984. List of genes and genetic stocks. Rice Genetic Newsletter 1:28 ~ 57
- 菊池文雄・山縣弘忠・佐藤茂俊 1982. 出穂性の遺伝分析. イネ遺伝子分析の現状. 文部省科学研究費(総合研究(B))成果報告書: 54~62
- 永井威三郎 1926. 日本稲作講義 養賢堂(東京) pp. 724.
- 丹羽 勝・橋本吉史 1968. 短日条件下において赤色光と近赤外光が水稻の出穂に与える影響. 育雑18(別2): 159~160.
- 野村盛久・山崎利七 1925. 水稻出穂期の遺伝研究. 遺雑3: 114~130
- 奥本 裕・谷坂隆俊・山縣弘忠 1984. わが国イネ品種の出穂性に関する遺伝学的解析 7. 出穂遺伝子 E_1 といもち病抵抗性遺伝子 $Pi-z^1$ との連鎖分析. 育雑34(別1): 292~293.
- SAKAMOTO, S. and K. TORIYAMA 1967. Studies on the breeding of non-seasonal short duration rice varieties, with special reference to the heading characteristics of Japanese varieties. Bull. Chugoku Agr. Exp. Stn., A14: 147~166.
- 佐藤茂俊 1988. イネの出穂性に関する遺伝・育種学的研究. 文部省科学研究費(一般研究(C))成果報告書 pp. 57.
- SATO, S., I. SAKAMOTO, K. SHIRAKAWA and S. NAKASONE 1988. Chromosomal location of an earliness gene $Ef-1$ of rice, Oryza sativa L. Japan J. Breed. 38: 385~396.
- 佐藤洋一郎・林喜三郎 1985. 日本の在来早生イネ品種の基本栄養生長期間の長さの遺伝様式. 育雑35: 160~166.
- 赤藤克巳・川瀬恒男・吉野一三 1954. 量的形質の研究(第13報) A. 水稻 (b) 出穂期の遺伝因子の量的支配価に関する研究(2) E_3 、 E_4 及び E_5 の量的作用について. 育雑2: 55~62.
- TSAI, K.H. 1976. Studies on earliness genes in rice, with special reference to analysis of isoalleles at the E locus. Jpn. J. Genet. 51: 115~128
- TSAI, K.H. 1984. Unusual segregation patterns found at

- the *m-Ef* locus. Rice Genetic Newsletter 1: 115~116.
- TSAI, K.H. 1986a. Genes at the *Ef-1* locus found in Fujisaka 5 and two Chinese Indica varieties. Rice Genetic Newsletter 3: 73~74
- TSAI, K.H. 1986b Possible genetic difference between two Taichung 65 strains, one preserved at Taichung and the other from Ryukus. Rice Genetic Newsletter 3: 75~76
- TSAI, K.H. and H.I. OKA 1970. Genetic studies of yield capacity and adaptability in crop plants 4. Effects of an earliness gene, *m^b*, in the genetic background of a rice variety, Taichung 65. Bot. Bull. Acad. Sinica 11: 16~26
- 和田栄太郎 1952. 稲の感温性及び感光性に関する研究 (第1報) 日本に於ける水稻品種の感温性及び感光性とその地理的分布について. 育種 2: 55~62.
- YAMAGATA, H. 1984. Heading time genes of rice, *E₁*, *E₂*, *E₃*. Rice Genetics Newsletter 1: 100~101.
- , Y. OKUMOTO and T. TANISAKA 1986. Analysis of genes controlling heading time in Japanese rice. Rice Genetics, Proc. of the IRGS: 351~359.
- YAMAGUTI, Y. 1927. Kreuzungsuntersuchungen an Reis-pflanzen. II. Über die zweite (S-M-) Koppelungsgruppe mit besonderer Berücksichtigung ihrer korrelative Beziehung zur Blütezeit. Ber. Ohara Inst. f. Landw. Forsch. Bd. 3: 319~330.
- . 1931. Kreuzungsuntersuchungen an Reispflanzen. III. Genetik der Farbeigenschaften verschiedener Pflanzenteile des Wuchshabitus und der Ausschlusszeiten. Ber. Ohara Inst. f. Landw. Forsch. Bd. 5: 1~51.
- YÜ, C.J. and YAO, Y. 1968. Genetische Studien beim Reis. II. Die Koppelung des Langhüllspelzengens mit dem

Photoperiodizitätsgen. Bot. Bull. Acad. Sinica 9 (1)

: 34~35.

YOKOO, M. and H. FUJIMAKI 1971. Tight linkage of blast-resistance with late maturity observed in different indica varieties of rice. Japan J. Breed. 21: 35~39.

横尾政雄・菊池文雄 1977. イネいもち病抵抗性との連鎖を利用して検出した、出穂性遺伝子座の複対立性. 育雑27: 123~130.

—————・————— 1978. 連鎖利用によるイネ品種「コシヒカリ」「シラヌイ」の出穂期の遺伝子分析. 育雑28: 49~55.

—————・————— 1982. イネの基本栄養生長相と感光相の1遺伝子支配. 育雑32: 1~8.

—————・—————・中根晃・藤巻宏 1980. いもち病抵抗性との連鎖利用によるイネの出穂期の遺伝分析. 農技研報D 31: 95~126